HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON

BAND X 1927—28

LUND 1928, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

GENETICALLY CHANGED LINKAGE VALUES IN PISUM

BY *J. RASMUSSON*
SVALÖF

INTRODUCTION.

THE new points of view upon the mechanism of heredity originating from the work of MORGAN and his co-workers have made it desirable to test on other material the validity of the theories for heredity founded upon the results obtained in the work with *Drosophila*. Of special interest is then to test the new theories on such a classical subject of Mendelian research as the pea plant. KAPPERT (1925, W 80 a) and WELLENSIEK (1925, W 164 a) published a couple of years ago the results of researches concerning linkage in peas, which were started with the explicit purpose to test the validity of the *Drosophila*-theories for *Pisum*. The investigations recorded below were carried on in the hope to contribute further to the same work.

There was, however, a special reason for the starting of the work to be reported here, and this reason may be mentioned now. In 1919 the F_2 of a cross between a tall sugar pea and a dwarfed parchmented one was grown, and only 4 dwarfed sugar peas were found among 6000 plants. This result indicated the occurrence of a linkage between the factors for internode length and pod parchment. But this again was very astonishing, because the factors in question were long ago known to be inherited independently. MENDEL already mentions these characters as belonging to those studied by him and found to be independent of each other, and after him other investigators have confirmed these results.

Due to several causes it was not until 1923 possible earnestly to attack the problem presented by the discovery of the linkage mentioned. In 1923 a lot of crosses between several varieties of garden peas were made, and the results reported below are mostly founded upon the plants descending from these crosses. The F_1 was grown in 1924 and the F_2 in 1925 and 1926. It may be mentioned here that 1923 was a rather unfavourable year, which caused some of the cross-pol-

linations to give no result. 1924 was a rather good year and the F_1-plants yielded on the average good crops of good seeds. 1925, on the contrary, was a very bad year, and without considering the loss of plants due to very unfavourable germination conditions, the investigations were made difficult by the poor development of the plants, which were severely attacked by the *Diplosis Pisi* WTZ. At last the seed crop was destroyed by pheasants, which were not observed, till it was too late. Fortunately, of most crosses enough F_2-seeds had been saved to make possible a new sowing in 1926, and most of the results reported below are founded upon the cultures of the last mentioned year, which on the whole was a rather favourable one.

The work done up to the early autumn of 1926 was carried out at Alnarps Trädgårdars Försöksverksamhet, Åkarp (The Government's vegetable experimental station). The last part of the work has been conducted at the Institute of Genetics at Svalöf.

The main purpose of the research was, of course, to investigate the causes of the different ways of inheritance shown by the two characters mentioned above — the internode length and the pod parchment, but it is likewise natural that, since changing linkage values were found for two factors, the investigations were carried further than to these two in search of similar cases for other factors. Although in most cases without results of the kind searched for, also these investigations have their value as well for judging the cases of changing linkage values found as for our knowledge of the inheritance of the characters studied. Therefore they are recorded below in spite of the fact that they only go to confirm what is generally considered as well established facts.

The first cross was made for practical breeding purpose, and in the continuation of the work some investigations have been carried out concerning the inheritance of quantitative characters, the inheritance of which is of a special interest for the breeders. However, the results of these investigations do not have much in common with the main question of the research, and they will therefore be published here, only so far as the results have a direct connection with the factors treated here. A preliminary report on the inheritance of the quantitative characters is under preparation and will be published later.

For the decision upon some questions in the research it would have been desirable, although not necessary, to have had the results also of the F_3-generation at hand. The reason, why the results are published now, without waiting one more year for the results of the F_3-

generation, is that the growing of peas in Svalöf, where I now am forced to grow my material, is very uncertain, the conditions in most years being very unfavourable. Therefore, since the main results of the investigation seem to be so clear, that the conclusions may be drawn without the F_3-generation, I have considered it well to publish the results already now.

Before going further I wish to acknowledge my indebtedness to several institutions and persons for their supporting of my work. My gratitude is first due to the Kungl. Fysiografiska Sällskapet, Lund, which by generous economical support has rendered it possible for me to carry out the investigations. To Professor H. NILSSON-EHLE, Svalöf, I am indebted as well for much valuable advice during the work as for the use during the autumn of 1926 of the localities of the Institute of Genetics at Åkarp. Further I wish to express my thanks to my former chief, Mr. C. G. DAHL, director of the Governement's Gardening school at Alnarp, for his kindness to place at my disposal the ground necessary for the cultures and for his valuable aid in many ways. I also wish to thank Dr. O. TEDIN, Svalöf, for his correction of the manuscript and for his advice on many matters. Further I wish to express my gratitude to Mr. A. VINJE, Stavanger, Norway, who during the summer of 1926 has been my assistant, and who during this time, thanks to his living interest for the matter, has given me much more aid than could be demanded from him. At last I also wish to give public expression to my thanks to my wife, who in many ways has supported me in the work, especially by her aid in carrying out the computations and in copying this paper.

I. MATERIAL AND METHODS.

1. PLANT MATERIAL.

All the investigations recorded below are made on descendants of crosses between varieties of the species of *Pisum sativum*. To this species is then also counted the red-flowering varieties, sometimes classified as a distinct species, *viz. Pisum arvense*.

In most cases the parent plants of the crosses have belonged to pedigrees or pure lines. In order to avoid any confusion as to the meaning of the distinction between the two conceptions mentioned, it may be said, that only such a group of plants here is named a »pure line» which descends from one single plant, and for which it is shown by breeding experiments that it really is true-breeding in all morpho-

logical characters. »Pedigree», on the contrary, is used for groups of plants descending from one single parental plant, when the purity of the line has not been tested.

On some occasions, however, neither pure lines nor pedigrees of the varieties necessary were avaible, when the cross-pollinations were made. In these cases plants directly taken out of a population were used as parents. The homozygosity of the plants used as parents in these cases has been tested by growing the pedigrees from them.

Below will be given a list of the parental types used for the crosses, including their main morphological characteristics. The varieties are as well in the list as throughout the paper indicated by abbreviations of the name of the commercial varieties, from which they descended. After their symbol are given the Swedish names of the varieties to which they belong, and also some of the synonymes of the English, French and German seed catalogues. In brackets after the words, describing the morphological characters considered in the quotations of the crosses, are printed the factor-symbols used in the paper.

Gj. 012 (commercial stock), 0441 (pedigree from 012), 0843 (pure line from 012). Grau Riesen Schwert, Pois sans parchemin a très large cosses, Grå jätte delikatess, Grey mammuth sugar pea.: Purple flowered (*A*); sugar pea with thin membrane (*P v*); blunt (*Bta Btb*), and straight pods; yellow cotyledones (*I*); indented seeds (*R*); tall with many long (*Le*), thick internodes, late flowering.

Es I. 0844 (pedigree). Engelsk sabel, Englische Säbel Zuckererbse, Corne de Belier, Saint Desirat: White flowered (*a*); sugar pea with thin membrane (*P v*); blunt (*Bta Btb*) and straight pods; yellow cotyledones (*I*); round seeds (*R*); tall with many, long (*Le*), thick internodes; rather late flowering.

Es II. 0845 (pure line). Engelsk sabel etc. = above: The same characters as Es I save for the pods being non-parchmented sugarpods (*p v*) with acute apex (*bta Btb*).

Bism. 0850 (pedigree) Fürst Bismarck: White flowers (*a*); sugar pea with membrane only along the seams of the pod (*p V*); pointed (*bta Btb*) and straight pods; yellow cotyledones (*I*); round seeds (*R*); tall (semi-dwarfed) with few, long (*Le*), thin internodes; very early flowering.

St. 056 (pure line). Stens, Non plus ultra, Ne plus ultra: White flowers (*a*); parchmented (*P V*): blunt (*Bta Btb*) and straight pods;

yellow cotyledones (*I*); wrinkled peas (*r*); tall with many long (*Le*), thick internodes; rather late flowering.

Gd. Grå dvärg sockerärt, Graue, niedrige Zuckererbse: Purple flowers (*A*); non-parchmented sugar-pea (*p v*); acute (*bta Btb*) and straight pods; yellow cotyledones (*I*); indented seeds (*R*); dwarfed with many, short (*le cry*$_1$ *Cry*$_2$), rather thick internodes; rather late flowering. — Of this variety only a population was available in 1923. All the plants used for parents in crosses were tested and found to be similar and true-breeding for all morphological characters mentioned above. From some of these plants pure lines have been raised, which all agree with each other in all morphological characters. They differ, however, significantly in some quantitative characters such as actual internode length, thickness and number of internodes and time of flowering. These differences will be more thoroughly recorded in connection with the studies of the segregations of these characters.

Ww. 028 (pedigree), 0702 (pure line), Witham wonder: White flowers (*a*); parchmented (*P V*); acute (*Bta btb*) and straight or very slightly curved pods; green cotyledones (*i*); wrinkled seeds (*r*); dwarfed with many short (*le Cry*$_1$ *cry*$_2$), thick internodes; medium early.

Bʷxb. Buxbom spritärt, Buchsbaum Kneifelerbse, De grace à parchemin: White flowers (*a*); parchmented (*P V*); blunt (*Bta Btb*) and straight pods; yellow cotyledones (*I*); round seeds (*R*); dwarfed with rather many, short (*le*), rather thin internodes; very early flowering.

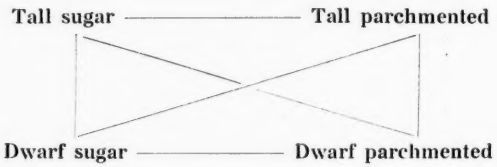
Of this variety only a population was available in 1923. For the rest the same is valid for Buxb as above communicated concerning Gd.

2. THE CROSSES.

In table 1 is given a list of the crosses studied and of the characters and the factorial constitution of the F_1-plants. In the factorial schemes of the F_1, the formula of the parent type printed to the left is always given above the line and that of the right parent type below the line.

Crosses 2—14 were all made in 1923, and 15—17 in 1925. Cross 1 has been repeated a couple of times. For the first time it was made in 1917, when Gj 012 and Ww 028 were used as parents. The descendants of these cross-pollinations are signified in the following as belonging to cross 1 A. Cross 1 B was made in 1918 between Gj 0441 and Ww 0702 and cross 1 C = Gj 0843 × Ww 0702 in 1923. Under cross 1 E are published the figures for the segregation in F_2 of a cross between two other pedigrees of the same varieties. The cross

was made by Mr. C. HAMMARLUND, Landskrona, who kindly has put the figures at my disposal. As may be seen from the list of crosses, those investigated here are made between a rather small number of varieties, and further they are made in the manner that every variety is crossed with several others. In fact, the plan of the work was this: the crosses were to be conducted within groups, consisting of four varieties each. The varieties of such a group were chosen to represent the four possible combinations of the characters of internode length and of pod parchment. The plan of cross-pollinations for each such group is best shown by the following scheme.



Further, the material was chosen so, that the different groups always had some varieties in common. Crosses were also to be made between the similar varieties of the different groups. Now, the worse, as is mentioned above the year 1923 was a rather unfavourable one for the cross-pollinating work. Therefore some of the cross-pollinations were without success. This makes the work now look somewhat planless, although it was not so at the start. In this connection also a couple of other things should be mentioned, which now make the plan look less appropriate than it was intended to be. Most of the varieties used were such as had been used by previous investigators of the factors here especially considered. The different morphological effects of the pod parchment factors, *P* and *V*, were not then known. Further, no variety was at that time known to be a double recessive for pod parchment factors. With the knowledge of to-day of these matters the plan might have been made to fit the purpose better.

3. CROSSING METHODS.

The method of cross pollinating pea flowers is in its general features so well known to all geneticists that it needs not be recorded here. This is so much the more the matter as WELLENSIEK (1925) in his monograph on the genetics of the genus describes (after GILTAY 1918, W 54) the methods of this operation. The method used by the present author differs, however, somewhat from that of GILTAY.

Some experiments in 1917 and 1918 had shown that nearly as many seeds were received from the flowers pollinated once (immediately after the emasculating) as from those by which the pollination was repeated a couple of days later. Since then the double pollination, recommended by GILTAY, was considered as not paying the trouble, and the flowers were pollinated only once.

GILTAY further recommends to protect the flowers during some days after the pollination. Also this precaution was considered unnecessary, and therefore it was omitted. In fact no single case has occurred among the carefully supervised material, grown for the theoretical investigations, where it might be suspected that a spontaneous cross-pollination had taken place. To show the significance of this fact it should be mentioned that about 30000 plants of different morphological types have been grown together in the period 1917—1926. It should also be observed that often types recessive in many factors, such as the Ww, have been growing side by side with types with many dominant factors, such as Gj and Gd, without ever showing any results of spontaneous crosses.

What is said above might not, however, be understood as a denial of the possibility of spontaneous cross-pollinations in peas. The present author has, to be sure, met with some few cases, where spontaneous cross-pollination must be supposed to be the cause of the phenomena found. But all these cases have occurred in experiments for testing the yield of different varieties including 75000—100000 plants for each of ten years.

Here it may also be mentioned that the risk for spontaneous cross-pollinations probably is conceivably less in the rather cold climate of Sweden then in countries with a hotter summer.

4. CULTURAL METHODS.

The plants were generally grown in single rows, 1,2—1,5 m. apart. The distance in the rows of the plants of the F_1-generation was 0,5 m. The seeds of most of the F_2- and F_3-progenies were sown at a distance of 8—10 cm. in the rows, giving the plants on the average a somewhat greater space. The seeds of the F_3-generations grown in 1926 were sown at a distance of 5 cm. from each other.

The sowing was always made by hand in furrows about 4 cm. deep, and care was taken to give all seeds, as far as possible, equal conditions with regard to the depth to which they were buried.

Except a part of the F_3- and F_4-plants of cross 1 A and 1 B

TABLE 1. *List of crosses, morphological characters and factorial constitution of F_1.*

Cross number	Parents	F_1					
		Type of internodes	Pod parchment	Pod apex	Flower colour	Cotyledone form	Cotyledone colour
1	Gj × Ww	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{P\ v}{P\ V}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{Bta\ btb}$ blunt	$\frac{A}{a}$ purple	$\frac{R}{r}$ round	$\frac{I}{i}$ yellow
2	Gj × Gd	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{P\ v}{p\ v}$ sugar	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ blunt	$\frac{A}{A}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
3	Gj × St	$\frac{Le}{Le}$ long	$\frac{P\ v}{P\ V}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{Bta\ Btb}$ blunt	$\frac{A}{a}$ purple	$\frac{R}{r}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
4	Gj× EsII	$\frac{Le}{Le}$ long	$\frac{P\ v}{p\ v}$ sugar	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ blunt	$\frac{A}{a}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
5	Gj × Bism	$\frac{Le}{Le}$ long	$\frac{P\ v}{p\ V}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ blunt	$\frac{A}{a}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
6	EsII × Ww	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{p\ v}{P\ V}$ parchment	$\frac{bta\ Btb}{Bta\ btb}$ blunt	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{R}{r}$ round	$\frac{I}{i}$ yellow
7	EsII × Buxb	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{p\ v}{P\ V}$ parchment	$\frac{bta\ Btb}{Bta\ Btb}$ blunt	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
9	EsII × Bism	$\frac{Le}{Le}$ long	$\frac{P\ v}{p\ V}$ sugar	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ acute	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow

		long	parchment	blunt	white	round	yellow
9	EsII × Bism	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{P\ v}{p\ V}$ sugar	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ acute	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
10	Bism × Buxb	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{p\ V}{P\ V}$ parchment	$\frac{bta\ Btb}{Bta\ Btb}$ blunt	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
11	Bism × Gd	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{p\ V}{p\ v}$ sugar	$\frac{bta\ Btb}{bta\ Btb}$ acute	$\frac{a}{A}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
12	St × Gd	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{P\ V}{p\ v}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{bta\ Btb}$ blunt	$\frac{a}{A}$ purple	$\frac{r}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
13	Ww × Gd	$\frac{le\ Cry_1\ cry_2}{le\ cry_1\ Cry_2}$ short	$\frac{P\ V}{p\ v}$ parchment	$\frac{Bta\ btb}{bta\ Btb}$ blunt	$\frac{a}{A}$ purple	$\frac{r}{R}$ round	$\frac{i}{I}$ yellow
14	St × Ww	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{P\ V}{P\ V}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{Bta\ btb}$ blunt	$\frac{a}{a}$ white	$\frac{r}{r}$ wrinkled	$\frac{I}{i}$ yellow
15	Gj × EsI	$\frac{Le}{Le}$ long	$\frac{P\ v}{P\ v}$ sugar	$\frac{Bta\ Btb}{Bta\ Btb}$ blunt	$\frac{A}{a}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
16	EsII × Gd	$\frac{Le}{le}$ long	$\frac{p\ v}{p\ v}$ sugar	$\frac{bta\ Btb}{bta\ Btb}$ acute	$\frac{a}{A}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow
17	Buxb × Gd	$\frac{le}{le}$ short	$\frac{P\ V}{p\ v}$ parchment	$\frac{Bta\ Btb}{btb\ Btb}$ blunt	$\frac{a}{A}$ purple	$\frac{R}{R}$ round	$\frac{I}{I}$ yellow

grown in 1926 all F_1-, F_2- and F_3-plants, and all tall parent plants have been supported with iron netting. In 1926 the plants were further supported in the way that they were loosely tied to the netting with three strands of canvas-garn, fastened to the netting every 3rd or 4th meter.

In most progenies dwarfed plants have occurred mixed with tall ones. When the plants of tall-dwarf-segregating progenies are in competition with each other, the conditions for the dwarfed plants will be less favourable than those for the tall ones. In 1919 and 1920 it was attempted to give the dwarfed plants growing conditions equal to those of the tall plants by means of transplanting the dwarfs 4—5 weeks after the sowing. As all pea geneticists well know, the dwarfs even at that stage are easily recognized from the tall plants. The experiments on this matter, however, indicated that leaving the dwarfs in the ranks among the talls was by far a less evil than transplanting them, because the transplanted individuals were generally conceivably hurt by the transplanting and because a lot of them went out due to the dry weather of the south Swedish spring and early summer. Further experiments, conducted with F_3-plants, have shown that the disadvantage for the dwarfs is less than might be expected and scarcely perceptible, when the plants are grown with the generous distances mentioned above. Therefore, the method of transplanting was not used, but the plants have been left growing as they came out of the seeds sown.

Further it is to be mentioned that the F_1-descendants of each cross-pollinated flower have been kept apart, and in F_2 the descendants of each F_1-plant have been sown in a plot by themselves.

5. METHODS OF CLASSIFICATION AND PUBLISHING.

For recording the germination the seeds of every plot were counted before sowing them, and the numbers of plants showing over the soil surface were recorded every day from the 10th to the 14th day after sowing. After that two more counts were made respectively 17 and 29 days after sowing. It should also be mentioned that only those seeds were sown which were not hurt by caterpillars and that visible fungus attacks on the seeds sown in 1925 and 1926 could scarcely be found.

As a measure of the time of flowering the day was chosen on which the first flower of the plant was found fully developed. In order to make it possible to investigate the relationship of the flowering time to

other characters, every plant in the progenies designed for these investigations was provided with a small label of carton, fastened at the base of the plant. On this label the number of the plants was written in Indian ink. Lists were made of all these numbered plants, and in these the days of flowering were noted. The records were taken every second day during the time when most plants flowered, later three or four days were allowed to go between the records.

The length of the plants was measured as the length of the main stalk only, and special care was taken, that only those main stalks were measured on which both root and top were intact.

The number of internodes was also recorded on the main stalks measured for plant length.

As a measure of internode length has mostly been used the average length, found by dividing the number of internodes in the length of the plant. Notes were also taken of the actual length of three distinct internodes, *viz.* the fifth internode of the plant and the internodes immediately below and above the first flower. At first it was attempted to use the value of one of these internodes as the measure of the plant's internodes, but investigations concerning the correlation between the length of the different measured internodes indicated, that the length of each single internode is so easily modified by chance conditions, that the value of one distinct internode does not give the true value of the internode length of the plant. The average of the three internodes mentioned above agrees rather well with the average length, computed from the plant length and the number of internodes, but of these two values the directly computed average must be considered the best one, in spite of the risk that sometimes the number may not be strictly correct, since one or other of the top-internodes may be overlooked in the counting.

The morphological characters regarded in this paper, *viz.* the pod parchment, the pod apex, the type of cotyledones, the colour of cotyledones, the flower colour, and the type of internodes (whether long or short) were all determined on dried material. The flower colour was of course not to be seen on the dried plants, but all the grey seeded plants were counted as purple-flowered, and all the plants with not coloured seed coat were counted as white-flowering. In this case it may be allowed to conclude from the seed coat colour to the flower colour, because the fundamental factor for flower colour also acts as a fundament for the coat colour, and since only the fundamental flower colour factor has been segregating. Further, the precaution was taken

to control, that the correlation between flower colour and seed coat colour was unbroken in the crosses where the flower colour segregates. That was made in this manner: the flower colour of the plants labelled for recording the time of flowering mentioned above was noted, and these notes were compared with the notes of the seed coat colour. In no case there was found an exception from the rule, that plants with coloured seed coat had purple flowers and those with uncoloured testa white ones.

A few words should also be mentioned about the way of publishing the datas.

In order to avoid using unnecessarily great space for the report, the segregation datas have been published in a somewhat abbreviated way. Where segregations are considered in which one single pair of phaenotypical characters occurs the following values are given: number of plants investigated in the cross, proportion of the recessive type calculated for the theoretical segregation number and D/m for the value found. In these cases m always stands for the standard error of the theoretical figures (m_k). For segregations in which two pairs of phaenotypical characters are considered the following values are given: number of plants investigated, number of the four phaenotypical groups calculated for the theoretical segregation number, after each of these figures its D/m (m also here = standard error of ideal ratio), deviation of the figures for the double recessive group from the corrected expectation (see below!) and the D/m for the last mentioned term.

Undoubtedly, when it is desirable to compare the results for the same factor or factors obtained from different crosses, this way of publishing gives a better survey, than could be found if more of the fundamental and computed figures were published. On the other hand, however, it is not possible for the reader to control the correctness of the calculation of the segregation ratios found. On this point, however, the author must be trusted. It should also be mentioned that the segregation figures are controlled in the manner, that all the differences from the corrected expectation were determined. By this method any wrongly computed figures are at once discovered.

The main interest of the investigations reported below is the comparison of the behaviour of the same factors in different crosses. Therefore the results for each pair of factors or group of factors are dealt with separately from other factors or group of factors. The results of each single cross concerning the factors dealt with are summarized in chapter VI.

The literature of the genetics of the pea has newly been very thoroughly dealt with by WELLENSIEK (1925) in his excellent monograph on the genetics of this plant. Therefore it is quite unnecessary here again to give a full list of all the specific pea-literature. Referring to WELLENSIEK'S monograph, the literature concerning the experiments with *Pisum* will here be dealt with as briefly as possible. Also for the list of literature WELLENSIEK'S monograph will be used here — in the manner, that papers cited there are not included in the list of literature of this paper. Instead they are referred to by means of the numbers of WELLENSIEK'S list, characterized by a W before the figure.

6. METHODS OF CALCULATION.

Averages and standard errors are all computed after the formulas given in the third edition of JOHANNSEN, »Elemente der exakten Erblichkeitslehre» (Jena 1926). The standard errors of the segregating figures are always computed for the theoretical figures (m_k).

The linkage values are calculated after the method of COLLINS (1912) and BRIDGES (1914), the main feature of which is the use of the coefficient of association after YULE (1900). Since this method seems to be little used among investigators in plant genetics it will be convenient shortly to discuss it.

The foundation of the method is this: let the heterozygote *Aa Bb* produce its four types of gametes in the proportions $\frac{P}{2} A B : \frac{1-P}{2} A b : \frac{1-P}{2} a B : \frac{P}{2} a b$. If these gametes are mated *inter se*, we may expect the zygotes in the proportions $\frac{2+P^2}{4} A B : \frac{1-P^2}{4} A b : \frac{1-P^2}{4} a B : \frac{P^2}{4} a b$.

If $P = 0{,}5$, we get the gametic series corresponding to the independent inheritance of the factors *A* and *B*, and we get the usual dihybrid ratio 9 : 3 : 3 : 1. The values for *P* of 0,5—1,0 represent different degrees of coupling, and the values for *P* of 0,0—0,5 represent the different values of repulsion.

The formula of the coefficient of association, *Q*, is:

$$Q = \frac{(AB) \cdot (ab) - (Ab) \cdot (aB)}{(AB) \cdot (ab) + (Ab) \cdot (aB)},$$

where (*AB*), (*Ab*) etc. are the values found for the phaenotypes of the segregation. If $P = 0{,}5$ the value of *Q* is 0, that is to be interpreted: when all gametes are obtained in equal numbers there is no association

between the phaenotypical characters and no linkage. Values for P greater or smaller than 0,5 give respectively positive or negative values for Q up to $+1$ or -1. Thus in the case of coupling Q is positive and in the case of repulsion Q is negative. Each value of Q further represents a distinct value of P, that is, of the gametic ratio, and therefore it is possible from a certain value of Q to compute the corresponding value of P and the gametic ratio, causing the distribution of the phaenotypes found.

The formula for the correspondence between Q and P may be computed by substituting the terms (AB), (Ab) etc. in the formula of Q for the same values expressed with P, $\left(\frac{1-P^2}{4} \text{ etc.}\right)$. By solving the equation the following formula is obtained:

$$P = +\sqrt{\frac{1}{Q} \pm \sqrt{\frac{2-Q^2-Q}{2Q^2}}}.$$

From P the gametic ratios by coupling (x) and repulsion (y) are easily calculated by means of the formulas:

$$x = \frac{P}{1-P} \text{ and } y = \frac{1-P}{P}.$$

In the case of coupling the cross-over value (co) is $= 1 - P$ and in the case of repulsion $= P$.

The standard errors of the linkage values calculated after the formulas given above may be computed after the formulas given by HALDANE (1919). (HALDANE gives the probable errors, but the formulas below have been changed to give the standard errors instead.)

$$m_x = 0{,}7072\,(x+1)\sqrt{\frac{(3x^2+4x+2)(2x+1)}{(3x^2+2x+1)n}};$$

$$m_y = 0{,}7072\,(y+1)\sqrt{\frac{(2y^2+4y+3)(y+2)y}{(y^2+2y+3)n}}.$$

These formulas are used in this paper for calculating the standard errors for the linkage values found.

The linkage values, as is well known, may also be calculated from several combinations of the segregation figures found, but due to chance variation different combinations may give different linkage values for the same material. Thus the method described above has the advantage of taking all the figures at once into account and

making unnecessary the weighing of the different values against each other. It has also the great advantage of allowing the computing of the standard error of the linkage value.

Although the matter will be further discussed below, it should already here be remarked that the results of the method of BRIDGES as well as those of any other method of calculating linkage values do not tell anything but the fact that there is some kind of association between the effects of the factors. Above all they do not prove that the cause of the association found is gametic coupling. The proof of linkage must be brought forth in other ways.

In some cases the segregation in two phaenotypical characters is caused by three factors, because two factors co-operate to give the different types of one of the characters in question, and because the effect of each of these two factors cannot be distinguished from that of the other. In such instances the segregation figures sometimes indicate linkage between one of the co-operating factors and the single factor for the other character. Assumed that only one of the co-operating factors is linked and assumed that the way in which the factors for the two factorial character co-operate is known, it is possible by means of the coefficient of association for the figures of the phaenotypical characters to calculate the degree of linkage. For such cases the following formulas have been computed by the present author.

If the two factors for one of the characters co-operate as multiple factors (*AB*, *Ab* and *aB* giving the dominant type and *ab* giving the recessive type) *P* may be calculated from the following formula:

$$P = + \sqrt{\frac{4}{Q} - 1{,}5 \pm \sqrt{\frac{64 + Q^2 - 56\,Q}{4\,Q^2}}}.$$

If the two factors for the one character co-operate as complementary factors (*AB* giving the dominant type, *Ab*, *aB* and *ab* giving the recessive type) *P* may be calculated after the formula:

$$P = + \sqrt{\frac{8 + Q}{6\,Q} \pm \sqrt{\frac{64 - 35\,Q^2 - 8\,Q}{36\,Q^2}}}.$$

The linkage values computed after either of the two last mentioned formulas are statistically rather uncertain, and therefore in the following linkage values calculated after them are only considered as indications towards the true value.

KAPPERT (1925, W 80 a) has pointed to the fact that if one or both of the mono-factorial segregations composing the bi-factorial one are

disturbed either by chance conditions or by environmental conditions causing a distinct disturbance of the proportions of the segregating types, we may not expect to find the ideal 9 : 3 : 3 : 1-ratio realized in the bi-factorial segregation. Instead of that we must expect to find the segregation figures of the bi-factorial segregation also disturbed. Thus: if the two segregating pairs of factors be A—a and B—b and the proportions of the phaenotypes be $A : a = (3 + x) : (1 - x)$, $B : b = (3 + y) : (1 - y)$ we must expect, when A and B are inherited independently of each other:

$A\,B$		$A\,b$		$a\,B$		$a\,b$	
$(3 + x)$	$(3 + y)$	$(3 + x)$	$(1 - y)$	$(1 - x)$	$(3 + y)$	$(1 - x)$	$(1 - y)$

The figures to be expected after this correction are called »corrected expectation» in the following.

In fact, when the factors are inherited independently, the segregation figures actually found will fit much better to the corrected expectation than to the ideal figures. This is natural, since the effect of the correction in fact is to eliminate the disturbances in both mono-factorial segregations from the account of the bi-factorial one. Thus, only deviations caused by the co-operation of the two factors are left to make the actually found ratio deviate from the corrected ideal one.

A further feature of the method is that all the differences from the corrected expectation must be of the same numerical value. Also the + and — deviations will arrange themselves symmetrically in the manner that always either both the extreme terms are positive and both the inner terms negative or the reverse. These statements are of general validity, which may be shown in the following manner. If we assume any four terms (a, b, c, d) for a bi-factorial segregation, we may expect after correction these values:

found	a	b	c	d
corr. exp.	$\frac{(a+b)(a+c)}{a+b+c+d}$	$\frac{(a+b)(b+d)}{a+b+c+d}$	$\frac{(c+d)(a+c)}{a+b+c+d}$	$\frac{(c+d)(b+d)}{a+b+c+d}$

Further, if due to the one or the other cause, one of the actually found terms, for instance the d-term, shows a deviation from the calculated expectation of k, one or more of the other terms must also show a deviation from the expectation, because the sum of the deviations must be zero. Let the deviations for the other three terms be resp. x, y, and z. Then the following equations are given:

$$\left(a+x=\frac{(a+b)(a+c)}{a+b+c+d}\right) \quad \frac{(a+x)+(b+y)}{(c+z)+(d+k)}=\frac{a+b}{c+d}$$

$$\left(b+y=\frac{(a+b)(b+d)}{a+b+c+d}\right) \quad \frac{(a+x)+(c+z)}{(b+y)+(d+k)}=\frac{a+c}{b+d}$$

$$\left(c+z=\frac{(b+d)(a+c)}{a+b+c+d}\right)$$

$$\left(d+k=\frac{(c+d)(b+d)}{a+b+c+d}\right) \quad x+y+z+k=0$$

From these equations only one value for each of the three assumed deviations x, y, and z is obtained. And these values are $x=+k$, $y=-k$, and $z=-k$.

Thus, if the value for the deviation of one of the terms from the corrected expectation is known, all the others are given. This means that when the method is used to investigate the occurrence of co-operative effect of the segregating factors, it is enough to calculate one of the deviations. The size of the deviation found in this manner also corresponds to the degree of association between the factors.

It should also be mentioned that the standard error for the corrected expectation must naturally be calculated from the figures of this expectation. The deviation of the figures found from those of the corr. exp. must also be compared with the standard error, computed from the corr. exp.

Because of its simpleness the corr. exp. in the following is used for judging whether, in a bi-factorial segregation, there is or is not any kind of co-operation between the factors influencing the numbers of individuals in different segregation classes. Although from other causes all the corrected values have been calculated, only those for the double recessives are published. Due to the fact that the figure for this class is always expected to be the smallest of the four, the standard error for the number of the double recessives is also the smallest of the four. This makes the class of the double recessives the one, in which all kinds of deviations are most easily discovered.

II. SOME PRELIMINARY REMARKS.

1. IDENTITY OF FACTORS IN DIFFERENT CROSSES.

WHITE (1917, W 168) was the first to make on a broad basis, the attempt to investigate whether the number of linkage groups in *Pisum* was equal to that of the chromosomes or greater. He worked on the same lines as have been used in the investigations here reported, that

is: he crossed many different varieties. Further, he calculated the linkage groups under the assumption that factors giving the same phaenotypical effect and always segregating 3 : 1 when crossed with their allelomorphic character were identical. Still, he is quite aware that there is room left for doubts concerning the identity of the factors considered, because these factors might be multiple factors, one of which segregates in each cross. However, WHITE considers it little probable that it really is so, when in many different crosses we always find the typical mono-factorial segregation.

Since the question of the identity of factors giving the same or nearly the same phaenotypical effect is of great importance for the interpretation of the results reported below, it will be discussed here. At first the present author will take the opportunity to mention that he is of the same opinion as WHITE concerning the probability of different multiple factors causing the segregations of one morphological character in a not too short series of crosses between different varieties, where always typically mono-factorial segregations are found.

For most of the crosses, recorded below, it will be possible to show that the probability of one single factor ruling all the segregations for one distinct character is rather great. Instead of repeating the discussion on these matters for each character the general points of view will be put forth here. The discussion will further be founded upon the scheme for the cross-pollinations given on page 6. Afterwards it will be enough in the special cases to investigate how far the crosses, in which a certain character is segregating, fit into this scheme.

Below will be tested the results in such a group of crosses as is mentioned above, if two or more factors are responsible for the segregation. The possibility of the following assumptions will be tested:

a. Two multiple factors: *AB*, *Ab*, *aB* giving the dominant, *ab* the recessive type.

b. Two complementary factors: *AB* giving the dominant, *Ab*, *aB*, *ab* the recessive type.

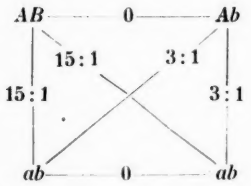
c. Three multiple factors. All but *abc* giving the dominant type.

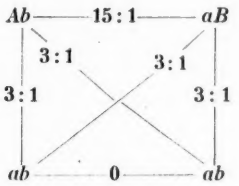
d. Three complementary factors. Only *ABC* giving the dominant type.

e. Three factors, of which two co-operate as multiple complements to the third factor. *ABC*, *AbC* and *aBC* giving the dominant, the rest of the combinations giving the recessive type.

a. TWO MULTIPLE FACTORS.

All recessives necessarily being *ab*, the only possibility for different factors causing 3 : 1-segregation is that the dominants are genetically different. The two schemes below demonstrate the possible constitutions of the parents and the segregation ratios to be expected.

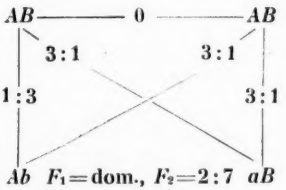


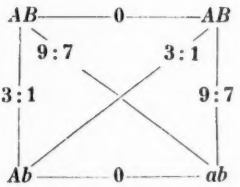


As is seen from the schemes above, 15 : 1-segregations must occur either in one dominant × recessive cross, or recessives must come out in the ratio 1 pro 16 in crosses between the two dominants. If all the crosses planned for a group are made and investigated, and if none of the bi-factorial segregations to be expected occur, it is not possible that two different multiple factors are responsible for the segregations of the character within the group.

b. TWO COMPLEMENTARY FACTORS.

All the dominants must be equally constituted, *AB*. Possibilities for differences are thus only to be found within the recessives. The two schemes below show the possibilities.





As may be seen from the schemes, different genetical constitution of the two recessive types must lead either to the synthesis of the dominant type by crossing the recessives with each other or to a 9 : 7-segregation between the dominants and one of the recessives. Thus, the assumption of two complementary factors is as impossible as that of two multiple factors, when all segregations give 3 : 1-segregation.

c. THREE MULTIPLE FACTORS AND d. THREE COMPLEMENTARY FACTORS.

According to what has been said above, these assumptions need no further discussion, since it is easily to be seen, that their results will be exactly the same as those from the corresponding ones of the first assumptions. Further, it is obvious that the assumptions of three or more multiple factors and of three or more complementary factors fit as bad as the two-factorial schemes just discussed. Therefore, if within a group of crosses we obtain results, which fit to the assumption of one single factor as the cause of the segregations, it will be impossible to explain these results by means of two or more multiple factors or of two or more complementary factors.

Above the discussion has been confined to a group of crosses, consisting of all those, planned for the group. However, the same conclusions as above may be drawn, even if not all of the crosses of the scheme are studied. Thus it is easily seen that the crosses along the diagonal of the rectangle are not necessary for the conclusion. Also for a group of only three varieties of the scheme, consisting of the three crosses, possible among them, the conclusions drawn above are valid.

e. THREE FACTORS, *A* AND *B* MULTIPLE COMPLEMENTS TO *C*.

Three different genotypes of the dominant are possible: *ABC*, *AbC* and *aBC*. The two last mentioned are congruent in their behaviour, and only one of them needs discussion, so much the more as they cannot at the same time occur in a group of crosses, because from a cross between them recessives should occur in the ratio 1 pro 16.

TABLE 2. *Expected segregation ratios in the possible three-factorial crosses.*

Recessive		Segregation ratio to be expected when rec. is crossed with dom. of the formula	
No.	Formula	*ABC*	*AbC*
1	*ABc*	3:1	3:1
2	*Abc*	3:1	3:1
3	*aBc*	3:1	45:19
4	*abc*	45:19	9:7
5	*abC*	15:1	3:1

In table 2 are given the segregation ratios to be expected in crosses between any of the two dominant types taken into consideration with any of the five possible recessive ones.

Concerning the results of crosses between different recessive types it may be observed that 4 may be crossed wit any of the other types without visible effect, 5 may only be crossed with 4, because in all other crosses it gives the dominant type in F_1. 1, 2, 3, and 4 may further all be crossed with each other without any visible effect.

First will be considered the results to be expected if the mono-factorial segregations experimentally found really are such ones. When then both the dominants are *ABC* three different recessive types, 1, 2 and 3, will segregate 3 : 1, but in all cases it is the same factor, *C*, which is responsible for the visible segregation. This means that we in fact are following segregations of the same factor. If the dominants are *AbC*, the recessives may be of type 1, 2 or 5. For 1 and 2 the same considerations are valid, as when the dominants were *ABC*. The segregation of the cross $AbC \times abC$, however, is caused by the factor *A* (either 1 or 2 crossed with *AbC* will show segregation in factor *C*). But if the two recessives are resp. *abC* and either *ABc* or *Abc*, the F_1 between the one first mentioned and either of the other two should be of the dominant type. This makes it necessary that both recessives are either of type 5 or both of type 1 or 2. The result thus is that also in this case the visible segregations within the group of crosses must be caused by the same factor.

If the two dominants are different only the types 1 and 2 are allowed for the recessives, and this again means that the factor *C* is responsible for all the visible segregations.

However, the 45 : 19 ratio comes so near to the 3 : 1 ratio that they scarcely may be distinguished with certainty from each other without growing the F_3-generation. This is best seen when the ratios are expressed as percentages of recessives. Then 3 : 1 gives 25 % and 45 : 19 gives 29,7 %, and about 760 F_2-individuals are necessary to give the statistical proof that a 3 : 1-segregation is not a 45 : 19-segregation. The difficulties for determining, whether a segregation-ratio found is of the 3 : 1-type or of the 45 : 19-type, are enlarged by the fact that most recessives are less viable than their corresponding dominants. Therefore we must generally take into account that an unknown number of recessives is lost. On many occasions this number may as well be large enough to be the cause of the deviation from the 45 : 19-ratio as well as from the mono-factorial one. This means that

even if the standard error is great enough to indicate that we do not have before us a normal 45 : 19-segregation, this cannot at all be considered a proof for the segregation not being caused by the co-operation of three factors. The only conclusion to be drawn under such circumstances is that the effect of the random mating of the gametes is disturbed in one way or other. The sum of the considerations made above is, that we must take into account also the cases where a segregation in the ratio 45 : 19 must be expected.

When it is admitted that one or other of the assumed mono-factorial segregations may be one following the ratio 45 : 19, it is easily to be seen from table 2 that to the list of possible recessive combinations of each of the three cases discussed above one more must be added, *viz.* 4, 3 and 3 respectively. Thereby is given the possibility that in a group of crosses one of the segregations may be caused by one factor and another by all three factors. It should, however, be remarked that only this combination is possible, and that the results arrived at in the discussion of assumptions 1—4 above, are still valid. That is: the two crosses between dominant and recessive of the scheme cannot be caused by one factor each. Thus the factor causing one of the segregations must partake also in that which may be caused by three factors.

However, by judging the effect of the result obtained above upon the conclusions to be drawn from the facts described in this paper, the probability of the occurrence of the segregation ratio of 45 : 19 must also be taken into consideration. When reviewing the genetic literature, not only concerning the pea but concerning the most thoroughly investigated species, the present author cannot remember to have found mentioned one single case where a morphological character, of which only one distinct dominant and one distinct recessive type are known, has been reported to segregate in this ratio. Therefore the occurrence of this segregation ratio a priori must be considered very improbable. Among the experimental figures published below and used for the main conclusions, nothing points to increase the probability of the occurrence of the 45 : 19-ratio, and in many cases results are obtained, which point more or less decidedly to real 3 : 1-ratios. These cases, of course, will be indicated as they follow. Under such circumstances it must be considered to be the best way to interpret the experimental results out from the assumption that the seemingly good 3 : 1-ratios really represent mono-factorial segregations, and to draw the conclusions with a reservation for the very small possibility of one

or other of them representing a three-factorial segregation. This interpretation has been given to the results to be published below.

Before leaving the discussion of the possibilities of interpreting seemingly 3 : 1-ratios as pluri-factorial ones it may be mentioned that, of course, when greater numbers of factors than three are assumed, the possibility for finding ratios very close to the 3 : 1-ratio is largely increased. Thereby assumptions may also be found without great difficulty, which should make it rather hard even with the aid of the F_3-generation to prove that the segregations found really are monofactorial ones. At the same time, however, the assumptions for these ratios must be more and more improbable and therefore they need not earnestly be discussed.

2. THE PROOF FOR LINKAGE AS THE CAUSE OF DISTURBED SEGREGATION FIGURES.

When in F_2 from a bi-factorial cross figures are obtained, which deviate more or less from the expected ideal ratio, 9 : 3 : 3 : 1, it is generally considered that this result strongly hints at linkage as the cause of the deviation, if it shows the feature, typical for linkage cases, *viz.* the deviations in both the extreme groups running parallel and in opposite direction to those of the two inner groups. Still in many cases it is of great importance to be able to prove that linkage and nothing else is the cause of the deviations found. This proof may be obtained either by growing the F_3-generation, by making back crosses with the two heterozygotes $\frac{AB}{ab}$ and $\frac{Ab}{aB}$ or by studying the F_2 of crosses of both the types $AB \times ab$ and $Ab \times aB$. In order to distinguish this type of crosses from the reciprocal ($P_1 ♀ \times P_2 ♂ - P_2 ♀ \times P_1 ♂$) the term *reverse* will be used in this paper.

By growing the F_3-generation the proof for linkage is obtained, when among the double-segregating families some are found, showing the reverse distribution of the deviations to that of the F_2. It may be remarked that the expected disproportion between the constant and the segregating F_3-families does not give more proof for linkage than the one-sided back cross or the F_2 does.

Assumed that the factors segregating are known to be identical in both crosses, the crosses $AB \times ab$ and $Ab \times aB$ will prove that linkage is the cause of the deviations if + deviations in the first mentioned cross are obtained for the *AB*- and *ab*-types in F_2 or in the back cross and if in the second cross the same types occur in numbers

less than the ideal ones. If this takes place, such things as different viability, selective mating of the gametes, different rapidity of pollen tube growth etc. are excluded as causes of the deviations found.

Of the three ways for proving linkage to be the cause of disturbed F_2-figures, the last mentioned undoubtedly is the one which for most plant material will be the least troublesome. This, because the back-crosses in most cases are difficult to perform in numbers great enough to secure good results, and because by high linkage values the reversed linkage will occur very seldom. [By coupling such families will occur among the double dominants in the proportion $(3n^2 + 4n) : 2$, and by repulsion in the proportion $(2n^2 + 4n + 1) : 2$.]

Because of the facts mentioned above the method of introducing the factors in the crosses in different combinations and investigating the F_2-segregations is used in the experiments here recorded. This method, in fact, must be considered to be the same as the one which by MORGAN and BRIDGES (1916) is called »the method of balanced inviability», although they recommend it mainly because by this method it is possible to obtain linkage values of greater certainty than by means of the one-sided cross.

III. THE GERMINATION.

In genetic investigations it is always of value to know how many of the seeds sown have given plants, because the knowledge on this point will make easier the judging of the certainty of the results obtained. An investigation of the germination will further, under certain circumstances, give indications as to the causes of deviations in the segregation ratios. This is especially the matter when in a mono-factorial segregation one of the types more or less constantly occurs in too small numbers. In order to obtain some knowledge on matters of this kind the germination in the greater part of the progenies, sown in 1926, was investigated. This has already been mentioned as well as the way in which it was done, *viz.* by counting the seeds sown and the plants occurring between 10 and 29 days after sowing. It should also be mentioned that only such seeds were sown as could be assumed to the healthy.

1. THE GERMINATION OF THE F_2-PROGENIES, SOWN IN 1926.

In table 3 the germination in the F_2-progenies, sown in 1926, is tabulated. The table shows that the germination in most cases has been very good. Only cross 8 shows a germination percentage, which

cannot be given this characteristic, although even the germination percentage of 74,5 % for this cross is far from a bad one. From the germination figures of table 3 the conclusion may be drawn that in all probability no severe disturbances in the segregation figures are caused by the loss of plants in the germination.

TABLE 3. *Germination of the F_2-generation 1926.*

Number of cross	Parents	Number of seeds sown	Percent of seeds germinated							± m for highest germination percentage
			10	11	12	13	14	17	32	
			days after sowing							
1	Gj × Ww	1066	10,3	25,7	55,0	79,5	87,7	97,3	98,5	0,37
2	Gj× Gd	88	15,9	24,9	43,1	—	73,8	86,3	92,0	2,89
3	Gj × St	236	14,4	31,6	64,8	83,0	86,1	93,8	95,6	1,33
4	Gj × EsII	403	29,0	56,3	68,4	79,1	81,3	89,5	93,2	1,25
5	Gj × Bism	711	17,0	37,5	58,2	73,9	81,4	90,2	93,9	0,90
6	EsII × Ww	776	9,8	17,3	42,8	—	77,6	82,5	86,1	1,24
7	EsII × Buxb	559	25,7	53,9	73,7	83,7	85,5	91,4	91,7	1,17
8	Esl × Bism	526	7,1	26,0	47,3	61,9	66,8	71,5	74,2	1,91
9	EsII × Bism	216	13,8	40,3	61,5	79,6	80,5	84,1	86,5	2,32
10	Bism × Buxb	101	35,6	54,4	63,3	—	79,2	85,1	90,0	2,98
11	Bism × Gd	672	6,1	20,0	39,1	16,8	68,7	83,7	96,8	2,15
12	Gd × St	1392	4,4	15,1	32,9	—	62,5	81,6	95,6	0,55
13	Ww × Gd	840	4,9	15,8	29,7	—	69,1	86,8	95,5	0,72
14	Ww × St	103	2,9	4,8	36,8	—	71,8	77,6	86,4	3,38

When comparing the figures of table 3 with those — later to be given — for the number of plants investigated in the different crosses, it will be observed that the numbers of plants investigated for the segregations are considerably less than the numbers obtained as young plants. The loss of plants in the time from the appearance of the plants over the soil surface to the close of the classification is to some part due to diseases and occasional mishappenings killing the growing plants. The greatest loss of plants, however, is caused thereby that harvested dry plants have been broken during the classification work, and therefore have been thrown away as parts of plants, such never being taken into account. It will also be observed that the probability for these losses selecting certain types is a rather small one. Therefore it cannot be considered that the last mentioned loss of plants causes any risk for severe disturbances in the segregation figures.

The segregation figures, later to be communicated, will often

show that certain genotypes rather constantly occur in too small numbers. Such deficiencies in the segregation numbers would find a good and natural explanation if the segregating factors had an effect upon the viability of the individuals carrying them. In order to investigate these matters some researches have been carried out, the results of which are given in tables 4 and 5.

2. THE EFFECT OF THE DIFFERENCE ROUND—WRINKLED SEEDS.

In table 4 the germination figures for round and wrinkled seeds in four F_2-progenies of 1926 are compared. The seeds compared have of course been obtained from the same F_1-plants. The definite germination figures for the crosses 1, 12 and 13 show that the round and the wrinkled seeds in these crosses have germinated almost equally well. For the fourth cross, No. 6, however, there is a rather certain

TABLE 4. *Germination of round and wrinkled seeds in F_2 1926.*

Number of cross	Parents	Seeds	Number of seeds	± *m* for first count. percentages	D/m for first count. percentages	Percent of seeds germinated						± *m* for last count. percentages	D/m for last count. percentages
						10 days after sowing	11 days after sowing	12 days after sowing	14 days after sowing	17 days after sowing	32 days after sowing		
1	Gj × Ww	Round	767	1,17	2,03	11,8	27,4	56,0	87,9	97,2	98,6	0,42	—
		Wrinkl.	299	2,42		6,35	21,4	52,5	87,2	97,6	98,3	0,75	—
12	Gd × St	Round	1066	0,69	5,2	5,4	17,6	35,1	61,7	81,4	95,6	0,63	—
		Wrinkl.	326	0,52		0,9	7,0	25,4	65,0	82,1	95,7	1,12	—
13	Ww × Gd	Round	639	0,79	1,4	4,2	10,6	24,2	65,7	86,2	95,2	0,85	—
		Wrinkl.	201	1,79		6,9	31,8	46,7	79,6	88,5	95,9	1,40	—
6	EsII × Ww	Round	596	1,38	3,9	11,9	32,4	48,4	80,5	84,2	89,5	1,26	2,64
		Wrinkl.	180	1,23		2,8	11,1	25,0	68,4	72,2	81,1	2,92	

difference between the germination percentage for the round and the wrinkled seeds (D/m =2,64). The cause of the different behaviour of the genotypes investigated must be sought in the difference between the two groups of crosses. This difference is easily found: the three crosses first mentioned give a purple-flowering F_1, and cross 6 a white-flowered one. Thus the grey seed coat has made the round and the wrinkled seeds germinate equally well and the uncoloured seed coat has made them show a distinct difference in the germination. As will be shown below, the grey seed coat preserves the vitality of the embryos much better than the uncoloured one, and therefore the different

TABLE 5. *Germination of different morphological types.*

Progeny No.	Internode length									D/m dominant—recessive	D/m heteroz.—homoz. dominant
	Homozygous talls			Heterozygous talls			Homozygous dwarfs				
	Number of seeds	% seeds germinated	± m	Number of seeds	% seeds germinated	± m	Number of seeds	% seeds germinated	± m		
3202	127	50,4	4,44	—	—	—	510	57,0	2,19	— 1,33	—
3213	351	79,5	2,15	587	76,8	1,74	172	69,2	3,52	2,50	— 0,97
3254	64	57,9	6,17	804	68,8	1,63	248	59,2	3,12	— 0,21	1,71
	Flower colour										
	Homozygous purple			Heterozygous purple			Homozygous white				
3202 dw.	147	57,3	4,08	279	66,8	2,82	62	30,6	5,85	3,74	1,92
3213 tall	475	70,1	2,10	486	83,5	1,68	—	—	—	—	4,98
3213 dw.	43	86,0	5,29	77	91,0	3,26	43	27,9	6,84	6,72	0,81
3234	246	67,6	2,98	367	84,5	1,89	159	61,7	3,85	1,21	4,79
3253	498	61,0	2,19	618	70,1	1,84	—	—	—	—	3,18
	Pod parchment										
	Homozyg. parchm.			Heterozyg. parchm.			Homozygous sugar				
3213	319	74,3	2,45	131	86,1	3,02	19	21,1	9,36	5,50	3,03
3253	183	81,5	2,87	400	74,9	2,17	—	—	—	—	— 1,83
	Cotyledone type										
	Round						Wrinkled				
3202 dw.	223	70,8	2,47	—	—	—	287	46,6	2,94	6,30	—
3202 tall	67	68,6	5,67	—	—	—	99	53,5	5,01	2,00	—
3213 dw.	130	73,1	3,89	—	—	—	39	61,6	7,79	1,32	—
3213 tall	695	77,7	1,58	—	—	—	354	57,3	2,63	6,64	—
3234	646	78,4	1,62	—	—	—	131	52,7	4,36	5,53	—
3253 dw.	594	81,8	1,58	—	—	—	191	59,7	3,55	5,68	—
3253 tall	302	94,7	1,29	—	—	—	977	46,4	1,60	23,56	—

behaviour may most probably be explained in this manner: under the very favourable germination-conditions practically all seeds above a certain limit of vitality have been able to germinate, and all the seeds in the grey seed coats have been above this limit; on the other hand, the vitality of the seeds in the white seed coats has decreased much more rapidly than that of the others, and thereby some of them have sunk beyond

the limit for germination under the given conditions — the wrinkled seeds have then either from the start had a lower vitality than their round sisters, or their vitality has decreased more rapidly than that of the latter; the result must be the same, *viz.* that a smaller percentage of the white-coated wrinkled seeds have been able to give plants than of the round ones from the same mother-plants.

If other signs of differences in vitality between the round and the wrinkled seeds in grey seed coats are sought for, they will easily be found. As all people interested in seed control well know, the germination rate gives a much more rigorous test of the vitality of the seed than the definite germination percentage. As a measure of the germination rate may in this case be used the percentage of seeds germinated up to the first day of counting. After this measure crosses 1 and 13 show a statistically nearly resp. very certain difference between the two types of seeds ($D/m = 2{,}0$ and $= 5{,}2$) with the round ones giving the better germination. Cross 13 shows that the wrinkled seeds have germinated somewhat better than the round ones, but this difference is far from certain ($D/m = 1{,}4$). These facts must be considered as pointing towards greater vitality of the round seeds than of the wrinkled ones, even when they are enclosed in grey seed coats.

The figures of table 5 (giving the results from F_3 of cross 1 (B= Gj $\times$ Ww) show a better germination for the round seeds than for the wrinkled ones, and the figures need not to be summarized to show that on the whole the difference is a statistically certain one. In these cases, however, the conditions are not quite the same as for the results of table 4. The figures of table 4 only show the effect of the genotype of the embryo, because the seeds compared had grown upon the same mother plants. The seeds compared in table 5 have, on the contrary, grown upon different mother plants, carrying the differentiating factors. This may partly be the cause of the more marked differences of table 5. There are, however, also other things which may cause the differences to be more conspicuous. One of these is the age of the seeds. The seeds considered in table 4 were all harvested in 1924, those considered in table 5 were grown in 1920. In analogy with the deductions made above concerning the different behaviour of the genotypes in question in grey and in white seed coat, we must expect that a certain difference in viability will give a more conspicuous effect among the seeds weakened through 6 years storage than among comparatively fresh seeds from 1924. Further, some of the parent plants of the seeds considered in table 5 have been white-flowering, which, as

is shown above, seems to increase the size of the difference. The part which the possible causes mentioned above play in deciding the size of the difference in germination between the round and the wrinkled seeds cannot be discovered with the aid of the material at hand. This, however, is of no importance because the main conclusion must still be that there is an effect upon the viability of the seed, correlated with the genotypical difference for cotyledone type. Further, the results obtained indicate that the difference in viability will be greater or smaller after the conditions under which it is tested—good conditions giving small differences and bad conditions giving larger differences.

3. THE EFFECT OF THE DIFFERENCE TALL—DWARF.

Among the crosses of table 3 only number 13 has dwarfed F_1-plants and its germination of 95,5 % can, by no means, be considered inferior to that of the crosses tall × tall or tall × dwarfed. It may best be compared with cross 12, because the Gd-variety occurs as parent in both crosses, and because the Ww and the St — the other two parents — are fairly similar as well in morphological as in physiological characters except the height. The comparison shows the fact that the germination in the crosses in question does not only give almost exactly the same definite germination percentages but that also the germination curves of the crosses are nearly identical. Thus there is in this case no indication of different viability of the seeds carrying the factor for tallness and of those carrying the factor for dwarfed growth.

On the average the figures of table 5 point to a somewhat less viability in the seeds from the dwarfed plants than in those from the tall ones. But in no case is the difference of great statistical certainty. The material does not give any possibility to decide whether the small differences indicated are due to the effect of the plant carrying the seeds or to the genotype of the seeds themselves.

From the facts known by now we can only conclude that there is a possibility but no certainty for the seeds of the dwarfed type being slightly weaker than those of the tall one.

4. THE EFFECT OF THE DIFFERENCE PURPLE —WHITE FLOWERS.

From table 3 it may be seen that, on the average, the crosses with white-flowering F_1 (6, 7, 8, 9, 10, 14) have shown lower percentages of germination than those with purple-flowering F_1 (1, 2, 3, 4, 11, 12, 13). This, of course, points rather decidedly towards an effect upon

the viability of the seeds of the fundamental factor for flower colour, which is the only one segregating in the crosses tabulated.

The results concerning the factor in question, given in table 5, confirm the impression from those of table 3. There is always a rather great difference in germination of the seeds from the purple-flowered and of those from the white-flowered plants. In two of the cases the difference is also more than three times its standard error, and in one case, No. 3234, it is insignificant ($D/m = 1{,}2$). Thus it may be considered as rather certain that the seeds from coloured flowers possess a greater viability than those from white flowers. The facts already mentioned do not, however, show whether the difference is due to the genotype of the embryos or to the different efficiency of the seed coats as a preserver of the vitality of the embryos.

Other material gives, however, a possibility to throw some light upon the problem whether the mother plant or the genotype of the embryo decides the vitality of the seed. It may be pointed out here that this question is of a rather great importance for the use that may be made of different germination figures for different types. When we want to use our knowledge on these matters to find an explanation for disturbed segregation ratios in mono-hybrid segregations, the conclusions must be quite different if the differences in viability follow the genotype of the embryo or that of its mother plant. In the first mentioned case we may expect a ratio deficient for the weaker type, but in the second case deficient ratios could not be expected because of the difference found in viability between the segregating types, all the seeds being carried by the same mother plants. Certainly, up till now most writers on genetics, when meeting with the necessity of explaining deficient mono-hybrid ratios, have contented themselves with the knowledge that the genotype occurring in too small proportions in the segregation carries seeds less viable than those of the other. Sometimes investigators have gone so far, indeed, as to consider the matter settled, when they could show that the parent type, carrying the factor occurring in too few individuals, was less viable than the other parent type. However, the conclusions in such cases are drawn under the assumption — mentioned or not — that the difference in vitality demonstrated by seeds grown on plants of different genotypes will also make itself felt in seeds of the same genotype, even if they are grown on the same mother plant. This assumption — and thereby the conclusions drawn — may be considered a rather probable one, because the degree of vitality characterizing a certain genotype will

mostly follow it through all the phases of its life, but greater certainty is surely desirable in such questions.

In the case of the effect of the flower colour upon the vitality of the seeds, there is a special cause to investigate the matter a little further. The cause in question is the fact that the seeds harvested from plants, heterozygous in the *A*-factor always have germinated better than those harvested on the true-breeding purple-flowered plants. That in this case there really is an effect of the plant carrying the seeds is made still more visible by pointing to the fact that we should have expected among the seeds grown upon the heterozygote a germination percentage lower than that of the homozygous purples ($= {}^3/_4$ of that of the homozygous purples $+ {}^1/_4$ of that of the whites).

Since the genotype of the mother-plant may have such a strong and unexpected influence upon the germination of the seeds which it carries, it must be considered as somewhat hazardous to conclude that the poorer vitality of seeds harvested on plants of a certain genotype indicates that seeds of the same genotype must be inferior to their otherwise constituted sister seeds, when both kinds of seeds are carried by the same mother plant. A far better indication concerning the influence of the genotype of the seed itself upon the vitality of its embryo is obtained if the weaker type occurs in too small numbers in the segregation, and if the deficiency in different sowings follows the variation of the germination percentage for the sum of the seeds. In the special case, here in question, it is certainly not possible to compare the results of different sowings of the same material, but the segregation figures of the heterozygotes mentioned in table 5 may be compared with those of the F_2-segregation sown in 1926.

The results obtained with these two lots of seeds were as follows:

Seeds	% germinated seeds	Number of whites pro 4
F_3 (harvested 1920)	$79{,}6 \pm 1{,}44$	$0{,}66 \pm 0{,}11$
F_2 (harvested 1924)	$98{,}5 \pm 0{,}37$	$0{,}95 \pm 0{,}062$

Although the difference between the two segregation ratios is only 2,3 times its standard error, there is obviously a strong indication towards the result to be expected, if the vitality of the seeds was influenced also by the genotype of its embryo.

From all the facts presented above we must conclude that the genetical constitution of the mother plant as well as the genotype of the seed itself influence its viability and that the mother plant has by far the greatest influence of the two.

5. THE EFFECT OF THE DIFFERENCE PARCHMENT—SUGAR PODS UPON THE GERMINATION.

Nearly no sugar peas were sown in the F_3 dealt with here, and therefore it has only in one series of progenies been possible to investigate whether the pod parchment factor here segregating has any effect upon the germination of the seeds. The material, further, is so limited, that the result at the best may be considered as an indication towards better germination following the parchmented type.

6. THE EFFECT OF THE HETEROZYGOSITY UPON THE VIABILITY OF THE SEEDS.

When table 5 was under preparation the results concerning the heterozygotes for some of the characters were kept apart from those for the homozygotes. This was done, because it was assumed that they would show germination percentages intermediate between those of the homozygotes. It is to be seen from the last column of the table that in most cases the result was the opposite of the expected one, *viz.* the germination of the seeds harvested on heterozygous plants has given higher germination percentages than the dominant parent types, in spite of the fact that $^3/_4$ of the seeds carried the mostly weaker recessive factor. It may also be observed that in the cases where the difference goes in favour of the homozygotes it is statistically insignificant.

The most natural explanation of these results is that the better germination is an effect of the heterozygosity of the plants carrying the seeds. Thereby, of course, nothing is said about the way in which the effect is brought about. Since only the fact is stated that we here have a case of heterozygous vigour, this fact may as well find an explanation by the aid of the theory of SHULL (1911), *i. e.* the heterozygosity in itself causing the vigour, as by the theory of JONES (1917), *i. e.* complementary factors for higher viability being linked to each of the segregating flower colour allelomorphs.

This case seems to offer extraordinarily good conditions for investigations concerning the cause of the often occurring increased vigour of the heterozygous plants. It will, however, not be further dealt with here, because it has nothing in common with the main investigations here to be reported. It has also been touched upon merely because it presented itself so conspicuously, and because a case like this one seems to be of very great interest for investigations upon the inbreeding-problem.

IV. INHERITANCE OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS.

1. INTERNODE LENGTH FACTORS.

a. PREVIOUS RESULTS.

MENDEL (1865, W 93) already found a mono-factorial difference between tall and dwarfed pea plants and distinct dominance of tall over dwarfed. His results have been confirmed by a lot of later investigators. KEEBLE and PELLEW (1910, W 81), however, when crossing two »medium-high» varieties, obtained real tall, medium high and dwarfed plants in F_2 and they interpret their results as being due to the segregation of two factors, one causing the difference long—short internodes and another which in spite of the effect ascribed to it by KEEBLE and PELLEW must be considered as causing the difference many — few internodes. WHITE (1918, W 169), further, without entering into particulars concerning the experiments, introduces three different factors for internode number and two factors for internode length, but he does not show the way in which the factors should be assumed to co-operate. All other investigators have found a mono-factorial difference for internode length and most of them do not mention any specific factors for internode number.

WHITE (*l. c.*) himself has pointed out that most investigators when speaking of plant length have in fact considered the internode length and not taken into account the actual length of the plants. In order to avoid further confusion upon this point it may be mentioned that in this paper »tall» always means a plant with long internodes and »dwarf» always one with short internodes. Thus the segregation in internode number is here left out of the question. As will be shown below, only one main factor for internode length controls the tall — dwarf segregations here recorded. WELLENSIEK in his monograph symbolizes the factor for long internodes by *Le*, which symbol will also be used here.

b. THE EFFECT OF THE *Le*-FACTOR.

The effect of the *Le*-factor is a very distinct one, and in most cases the assorting of the *Le*- and the *le*-types in a segregating progeny is a very easy task. It is well known by all investigators of plant length in peas that the *Le*-factor has an effect not only upon the internode length but also upon some other characters. The best known secondary effect of the *Le*-factor is that it causes all the internodes to grow

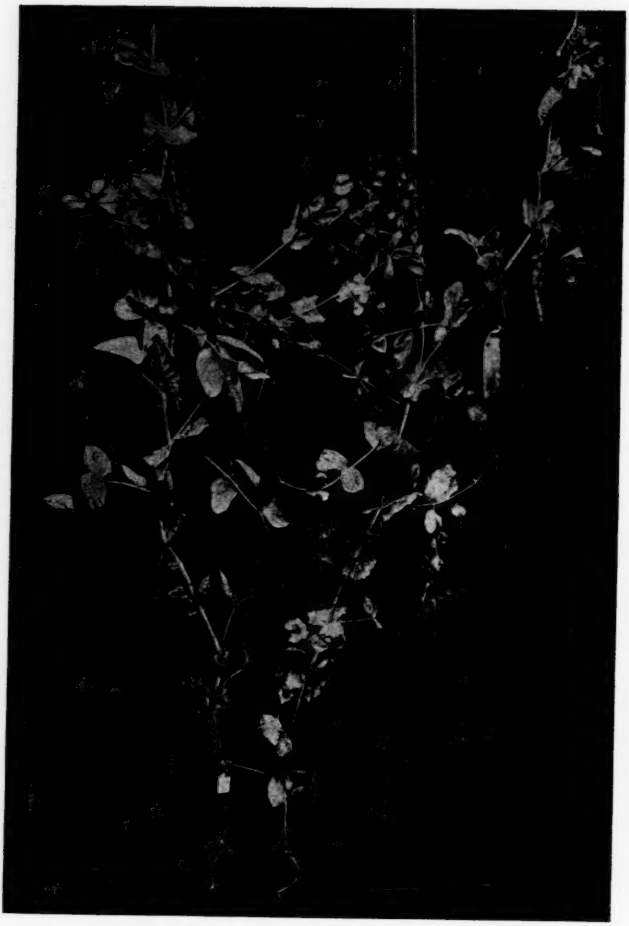


Fig. 1. Typical plant of Gj (tall sugar pea).

Fig. 2. Typical plant of St (tall parchmented pea).

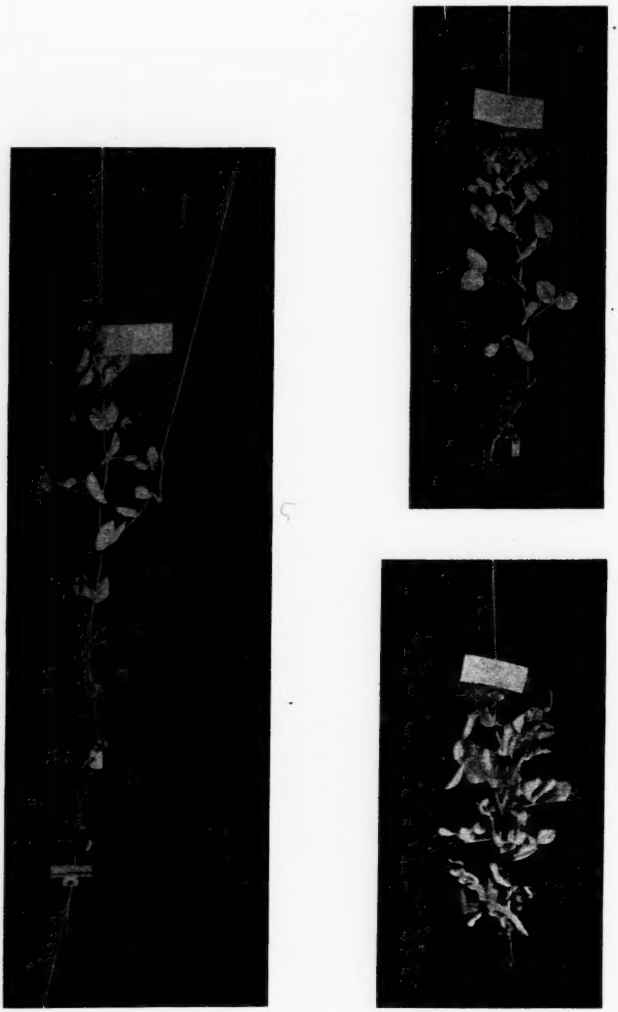


Fig. 3. Typical plants of Bism (semi-dwarfed sugar pea) [left], Gd (dwarfed sugar pea) [right above] and Ww (dwarfed parchmented pea) [right below].

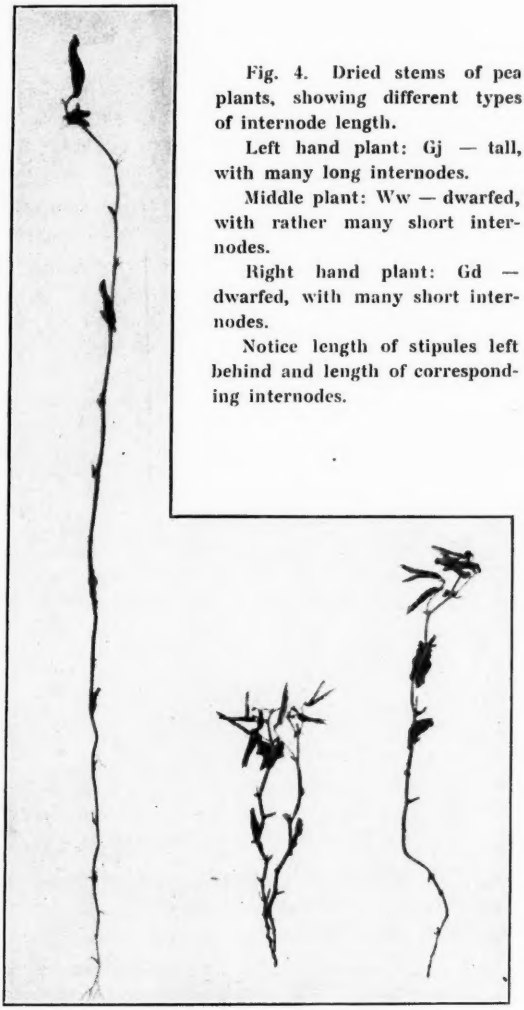


Fig. 4. Dried stems of pea plants, showing different types of internode length.

Left hand plant: Gj — tall, with many long internodes.

Middle plant: Ww — dwarfed, with rather many short internodes.

Right hand plant: Gd — dwarfed, with many short internodes.

Notice length of stipules left behind and length of corresponding internodes.

in the same direction, each internode of the *le*-plants always growing in a direction concievably deviating from the direction of the preceding one. Thus the stem of the *Le*-plants is straight but that of the *le*-plants growing in zig-zag form. This is illustrated by the figures 1—4. These figures also show another very characteristic effect of the *Le*-factor: in the *Le*-plants the internodes from about No. 4 upwards are longer than their stipules but in the *le*-plants the corresponding internodes are at the most of the same length as their stipules, and generally they are shorter than these. The *Le*-factor has also a conceivable effect upon several quantitative characters. This may be seen from table 6. Although

TABLE 6. *Effect of the Le-factor upon different quantitative characters.*

Number of cross	Parents	Tall parent			F_2						Dwarfed parent		
					Talls			Dwarfs					
		Average	$\pm m$	v	Average	$\pm m$	v	Average	$\pm m$	v	Average	$\pm m$	v
		Internode length in mm.											
1	Gj × Ww	71,55	1,496	16,60	74,60	0,540	16,64	35,99	0,583	22,45	32,39	0,588	14,31
11	Bism × Gd	56,55	0,904	17,44	62,80	0,909	13,81	40,95	2,005	30,16	36,89	0,270	10,02
12	St × Gd	63,80	1,185	14,97	60,05	0,796	13,06	33,20	1,425	25,02	36,89	0,270	10,02
		Internode thickness in mm.											
1	Gj × Ww	5,12	0,107	17,00	5,31	0,032	13,87	4,43	0,051	15,92	4,43	0,087	18,87
11	Bism × Gd	(3,2)	—	—	4,39	0,069	14,10	4,02	0,118	18,02	4,06	0,068	22,92
12	St × Gd	4,49	0,141	25,93	4,56	0,137	31,22	3,37	0,126	21,78	4,06	0,068	22,92
		Internode number.											
1	Gj × Ww	17,81	0,296	13,21	17,10	0,107	14,40	14,48	0,178	17,07	11,63	0,171	14,07
11	Bism × Gd	12,30	0,169	15,02	15,40	0,249	15,41	13,84	0,391	17,40	18,35	0,125	9,28
12	St × Gd	16,85	0,254	12,26	17,61	0,156	9,30	16,33	0,324	11,57	18,35	0,125	9,28
		Time of flowering. (Days from June 1st.)											
1	Gj × Ww	40,84	0,687	13,23	36,81	0,272	9,86	38,22	0,383	8,61	37,67	0,129	3,29
11	Bism × Gd	29,35	0,287	10,66	33,25	0,377	12,88	34,24	0,587	10,57	43,41	0,118	3,71
12	St × Gd	38,95	0,608	12,59	36,97	0,247	6,58	37,58	0,481	6,52	43,41	0,118	3,71

the differences are not always statistically certain, the figures of table 6 indicate that the *Le*-factor makes the internodes thicker, increases their number and causes the plant to flower earlier than the *le*-factor does. Whether the effect of the *Le*-factor upon he characters mentioned

is caused by linkage between this factor and factors for the other characters or is to be considered as a pleiotropic effect of *Le* cannot be decided with the material at hand. Had it been possible to ascribe the segregation in internode thickness, internode number and time of flowering to one main factor each, it would have been unquestionable that no linkage occurs between *Le* and any of these factors, because the effect of *Le* always points in the same direction independently of the way in which the characters are brought into the cross. The investigations concerning the inheritance of the characters mentioned, which cannot be reported in detail here, do not, however, indicate the existence of main factors, but the variation appears to be caused by rather numerous multiple factors.

Parenthetically may be pointed to the fact that the measures for the five parental varieties given in table 6 do not agree with the measures given by WHITE (1917, W 167) for the types to which they

TABLE 7. *Segregations of the Le-factor.*

Number of cross	Parents		Number of plants	Number of dwarfs pro 4	D/m
	Le	*le*			
1	Gj	Ww	786	0,96	0,67
2	Gj	Gd	30	0,54	1,44
6	Es II	Ww	493	1,07	0,88
7	Es II	Buxb	398	1,01	0,11
10	Bism	Buxb	142	1,15	1,00
11	Bism	Gd	451	0,92	1,00
12	St	Gd	1012	0,98	0,36
14	St	Ww	70	1,26	1,24
Total	—	—	3382	0,995	0,18

here have been counted. This, however, must be ascribed to the modifying effect of the climate and soil conditions, because the Gj here considered is the same variety as WHITE's Purple sugar pea and because St is a typical representative for the variety Ne plus ultra, well known to all pea growers as one of the tallest varieties.

Due to the distinctness of the effect of the *Le*-factor upon the internode length and to its secondary effects the *Le*- and the *le*-individuals appear as two well distinguished morphological types, which, without measuring, are easily assorted from each other.

c. THE RESULT OF THE *Le*-CROSSES.

The segregation-figures for the *Le*-factor are given in table 7. As may be seen from the table the figures in most cases fit very well to the expectation. The figures also indicate that mere chance has caused the deviations, since sometimes the tall plants and sometimes the dwarfs are in excess. The sum of all crosses gives a result which fits the expectation exceptionally well. This agrees very well with the conclusion arrived at by discussing the viability of different types (tables 3 and 5, pages 25 and 27), *viz.* that there is not to be found any general difference in viability between the dwarfs and the tall plants.

Of the crosses not considered in table 7 number 3 (Gj × St), 4 (Gj × Es II), 5 (Gj × Bism), 8 (Es I × Bism), 9 (Es II × Bism), and 15 (Gj × Es I) are crosses between the different tall varieties. Of cross 15 only the F_1-generation, entirely consisting of tall plants, has been grown. About the other crosses, mentioned above, it may briefly be stated that their F_1-plants as well as their F_2-plants all have been distinctly tall ones.

Cross 13 (Gd × Ww) and cross 17 (Gd × Buxb) are crosses between dwarfed varieties. About the last mentioned cross can only be stated that its F_1-generation consisted of typically dwarfed plants (F_2 has not been grown). The results of cross 13 show some striking peculiarities and therefore they must be dealt with at some length.

d. TWO NEW FACTORS FOR INTERNODE LENGTH.

F_1 of the cross Gd × Ww consisted of the expected dwarfed plants and nothing exceptional was to be seen among them. To make clear the significance of this fact it may be observed that the F_1-plants were examined several times during the vegetation period including also examination at the time when the plants were very young.

In F_2 there occurred among the very young plants in all families some which differed from their sisters by extremely long internodes. Indeed, at a certain stage of development the plants in question appeared to have longer internodes than the tall plants of the same age. (Fig. 5). Further investigations have shown that these plants belong to a special genotype which was given the name of »crypto-dwarf». The main characteristic of this type is the exceptionally long internodes from number 2 till number 5. Also the other internodes are, on the average, somewhat longer than those of the common dwarfs.

The crypto-dwarfs were first observed among the young plants in the F_2, grown in 1926. Since they appeared in all the F_2-families

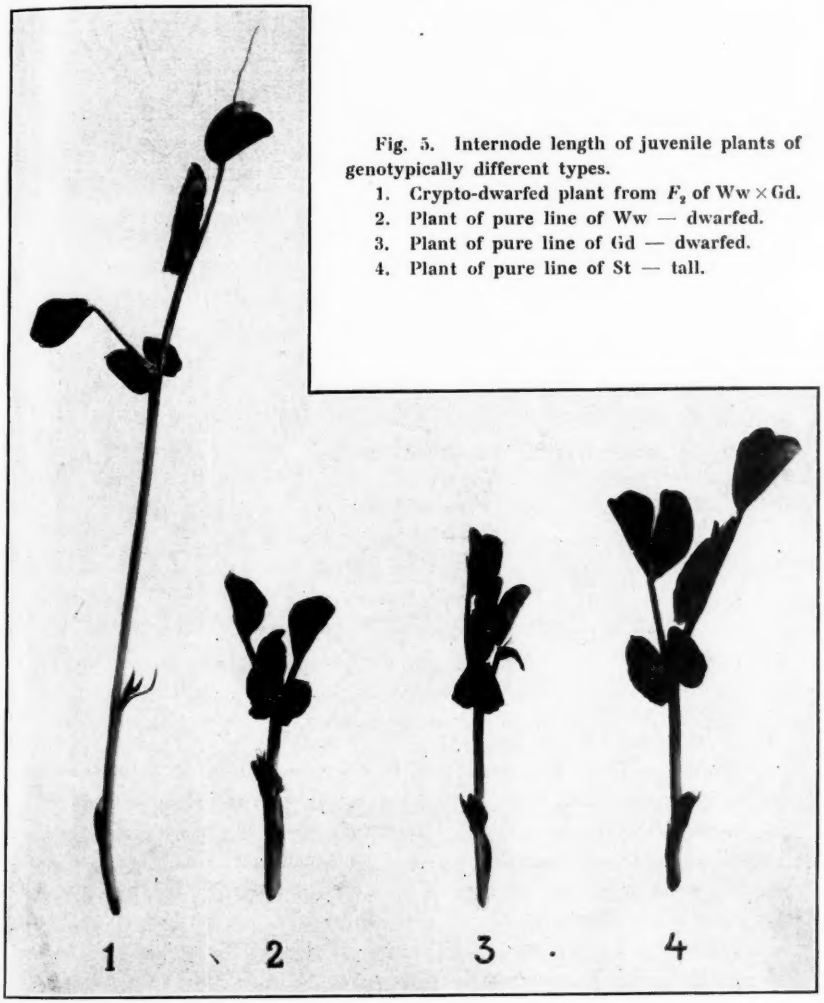


Fig. 5. Internode length of juvenile plants of genotypically different types.
1. Crypto-dwarfed plant from F_2 of Ww × Gd.
2. Plant of pure line of Ww — dwarfed.
3. Plant of pure line of Gd — dwarfed.
4. Plant of pure line of St — tall.

of cross 13 and in none of the other F_2-progenies it was at once evident that the type was not to be considered a mere modification caused by environmental circumstances. However, it was expected that the

type would be more easily distinguished among the full grown plants, and since in the early summer there was a lot of necessary work to perform, the counting of the crypto-dwarfs was postponed. This, however, proved to be a mistake because the full grown crypto-dwarfs only with great difficulties could be assorted from the common dwarfs.

In order to investigate the cause of the occurrence of the crypto-dwarfs about 400 F_3-progenies of cross 13 were sown in the autumn of 1926. Unfortunately, a great number of the progenies were destroyed by an accident before they were counted, which reduced their number to 222.

Among the F_3-progenies there occurred true-breeding dwarfs, true-breeding crypto-dwarfs and families segregating in dwarfs and crypto-dwarfs. In the last mentioned group the dwarfs were always in excess. Most families contained only 10—30 plants, and this makes it impossible to find out with certainty the numbers of families in the different groups. Still all the facts point towards a bi-factorial segregation in F_2, and therefore this assumption is to be tested somewhat further. Without considering the effect of the number of plants in the single families upon the certainty, the following numbers of families of the different types mentioned above were found:

	True-breeding dwarfs	Segregating	True-breeding crypto-dwarfs
found	92	116	14
found pro 16	6,63	8,36	1,01
expected	7	8	1
m_k	0,532	0,536	0,260
D/m	— 0,70	+ 0,67	+ 0,04

Thus the figures fit very well to the expectation of a bi-factorial segregation, and they indicate that the crypto-dwarfed type is a double recessive to the dwarfed one. The whole result of this cross will also be explained if we assume that each of the parents carries one of the factors repressing the growth of the internodes. If this assumption be right there must be segregating families of two types, *viz.* 3 : 1-segregating and 15 : 1-segregating. In fact, most of the segregating families might easily be counted to the one or the other type of segregation but it is impossible to assort them with certainty because of the small numbers of individuals in most families. However, even the occurrence of single families which with assurance may be counted to the one or the other type will indicate that the assumption is correct. The lar-

gest family with no crypto-dwarfs contained 124 plants. If this family in fact was segregating 15 : 1, D from ideal ratio should be 1,00, $m = \pm 0{,}35$ and $D/m = \pm 2{,}86$. The value of D/m means that the probability for the occurrence of crypto-dwarfs, if the number of individuals had been greater, is 0,42 %. Thus this family may with rather great certainty be counted as a true-breeding dwarfed one. One family segregated 62 dwarfs: 2 crypto-dwarfs, giving D/m from 15 : 1 and from $3 : 1 = 0{,}50$ and 3,77 respectively. This family may with good assurance be considered as segregating 15 : 1 and it is certain that it does not show a 3 : 1-segregation. Further, one family segregated 38 dwarfs: 13 crypto-dwarfs, giving D/m for 3 : 1 and $15 : 1 = 0{,}08$ and 7,56 respectively. Thus this family is surely a 3 : 1-segregating one.

From what is mentioned above it is evident that all facts indicate that two multiple factors are responsible for the occurrence of the crypto-dwarfs in cross 13. Although the problem cannot be considered as definitely solved it may already now be allowed to give preliminary factorial formulas for the types involved in cross 13. The factors repressing the growth of the first internodes may be called *Cry*$_1$ and *Cry*$_2$. The occurrence of the crypto-dwarfs would then be interpreted in the following way:

P	Ww (*le Cry*$_1$ *cry*$_2$) × Gd (*le cry*$_1$ *Cry*$_2$)
F_1	*le Cry*$_1$ *cry*$_2$ / *le cry*$_1$ *Cry*$_2$
F_2	pro 16: 7 true-breeding dwarfs
	4 15 : 1-segregating
	4 3 : 1-segregating
	1 true-breeding crypto-dwarf

The finding of two new factors for internode length makes it necessary to investigate whether they can be traced in any of the other crosses. Ww partakes in crosses 1, 6, 14 and 15, and Gd in crosses 2, 11 and 12. Further, Ww and Gd are both crossed with Gj and St.

From most of the crosses just mentioned some F_3-progenies were grown and observed at the same time and place as the F_3-progenies belonging to cross 13.

The following numbers of F_3-families were raised from dwarfed F_2-plants.

From cross: Bism × Gd 20
Bism × Buxb 11
St × Gd 21
Gj × Gd 14
St × Ww 24
Gj × Ww more than 300

In none of these families did there occur any crypto-dwarfs, which ought to have taken place if there had been a visible segregation in the *Cry*-factors. It should also be mentioned that as soon as the first crypto-dwarfed plants were found in cross 13 all the F_2-progenies of the other crosses were thoroughly examined and crypto-dwarfed types eagerly searched for, but without success. All these facts contribute to show that the crypto-dwarfed type has occurred only in cross 13.

Since each of the parents in cross 13 must possess one *Cry*-factor the non-occurrence of the crypto-dwarfs in crosses between either of these varieties and tall ones necessitates the assumption that each of the tall varieties used for crosses with Ww and Gd has one or both *Cry*-factors, or that there is a linkage between these factors and the *Le*-factor. Which of these possibilities is the cause for the non-occurrence of the crypto-dwarfs cannot now be decided upon.

TSCHERMAK (1901, W 135) has reported a case somewhat similar to that quoted above. He states: »Bezüglich des Höhenmerkmales dominierte in einem Falle (Neue Sortenkombination) der niedrigere Muttertypus im Gegensatz zu früher erhobenen Befunden, in zwei Fällen nahmen die Mischlinge Mittelstellung ein.»

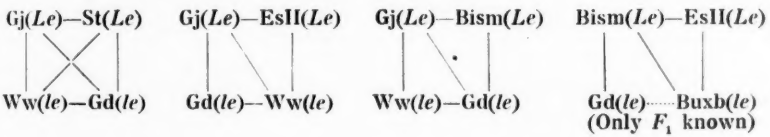
Beyond this brief statement TSCHERMAK does not mention these cases, either in the publication cited or in any other. It is also to be observed that he does not speak of »niedrige» and »hohe» but of »niedrigere» and »höhere». All this makes it little probable that TSCHERMAK in these cases has dealt with any of the *Cry*-factors, although it may be possible that he has. Except this single exception all other modern writers on this subject report to have found long internodes (tall) dominating over short ones (dwarfed).

c. IDENTITY OF THE *Le*-FACTOR.

Before entering into the discussion of the identity of the factor which causes the segregation in the crosses between talls and dwarfs, it will be well to emphasize that the two *Cry*-factors may be left out

of this discussion, because they have not occurred in any of the crosses between talls and dwarfs.

The result of the general discussion concerning the identity of factors was that the same pair of factors must be the cause of segregations of one morphological character in different crosses if the parents used were crossed after one of the schemes mentioned there, without giving other results than might be expected if only one and the same pair of factors caused all the segregations. Then it may be enough to investigate here, whether the crosses performed follow the schemes mentioned. The crosses indicated in the following schemes have been performed, without giving any results concerning the segregation of the *Le*-factor but the expected ones:



The crosses between talls and dwarfs as well as the crosses between two dwarfs have been dealt with above and need no further discussion. Then the crosses of the type tall × tall remain. As mentioned above in the general discussion concerning the identity of factors the dominants might be differently constituted if two multiple factors co-operate, but crosses between two genotypically different talls then must give one dwarf pro 16. Table 8 shows that it is very little probable that any of the crosses in question really segregates 15 : 1, although no dwarfs have been found. This possibility, therefore, might be neglected.

Thus the result of the investigation concerning the identity of the *Le*-factor in the different crosses shows that the segregation in all crosses between talls and dwarfs, considered in table 7, are caused by the very same pair of factors.

The investigation of the F_3-generation of cross 1A has shown that this generation is made up of true-breeding and 3 : 1-segregating families alone. The proportions between the two types of families cannot, however, be found from the F_3, because their mother plants were not chosen at random and because there exists in this cross a linkage between the *Le*-factor and the factor for pod parchment. The ratio for talls and dwarfs in the segregating families may, however, give as good indications concerning the type of segregation which has taken

place in F_2 as the distribution of the true-breeding and the segregating families. The segregating families containing more than 40 individuals give the following distribution of the percentage of dwarfs in each family:

% dwarfs	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	39	42	45
Number of families	0	2	5	5	12	10	10	4	5	1	2	0	0	

If the segregation in F_2 in fact had been a 45 : 19-segregation, imitating the 3 : 1-ratio, there ought to have occurred among 38 segregating F_2-families 8 9 : 7-segregating and 4 15 : 1-segregating ones.

TABLE 8. *Probability of crosses tall × tall, representing 15 : 1 segregations.*

No. of cross	Parents	Number of F_2-plants	m_k for 15 : 1-segr.	D/m_k
3	Gj × St	153	0,31	3,23
4	Gj × EsII	323	0,21	4,76
5	Gj × Bism	250	0,24	4,17
8	EsI × Bism	340	0,20	5,00
9	EsII × Bism	66	0,48	2,19

Thus among the 58 families tabulated above there should have been 12 or 13 giving 43—44 % dwarfs. It is obvious that the distribution of the families does not at all agree with such an assumption. Thus it is practically proved that the tall—dwarf segregation in cross 1 is caused only by one single pair of factors.

2. POD-PARCHMENT FACTORS.

a. PREVIOUS RESULTS.

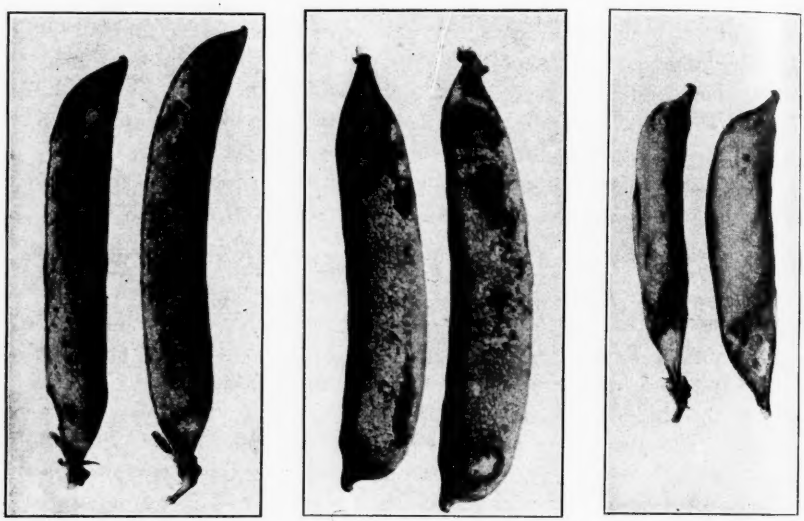
Since long ago two types of pods have been known to the horticulturists, *viz.* the parchmented and the sugar pod. MENDEL performed the cross between these two types and reports a mono-factorial segregation in F_2. The same result has been obtained by most other investigators of the pod parchment character. VILMORIN (1910, W 153) reported the synthesizing of parchment podded plants by crossing two sugar peas, followed by a segregation of 9 parchmented: 7 sugar peas in F_2. His results have been confirmed by NOHARA (1918, W 99) and WELLENSIEK (1925, W 164 a). The latter author was the first to perform the cross parchmented × double recessive sugar. He also stated

that there are sugar peas of two phaenotypically different types, *viz.* one with a thin membrane and another totally lacking membrane, the last mentioned phaenotype including genotypes with one factor for pod parchment and those recessive in both pod-parchment factors. WHITE (1917, W 167) introduced the symbols *P* and *V* for the two complementary factors necessary for the occurrence of a strong parchment in the pods, and WELLENSIEK named the factor which alone gives a thin membrane *P*.

b. THE EFFECT OF THE DIFFERENT POD PARCHMENT FACTORS.

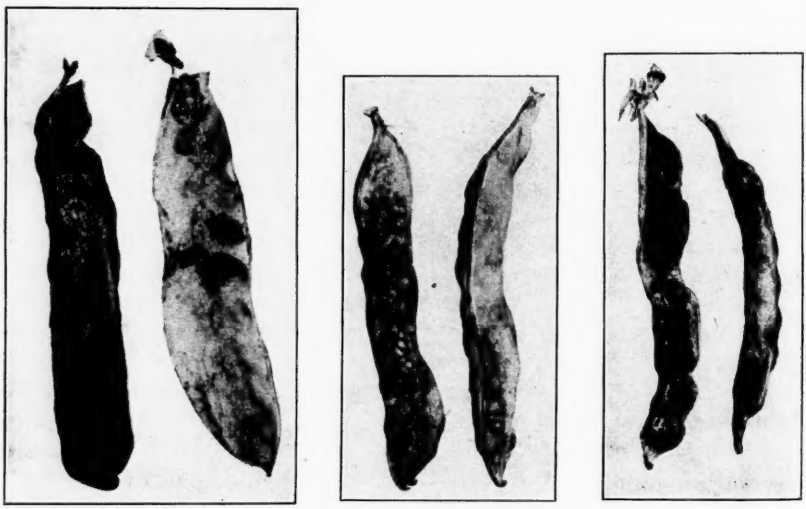
In spite of the fact that one of the pod parchment factors alone is able to give the pod a thin membrane there still exists a very distinct difference in outward aspect between the two main types of pods, *viz.* the parchmented and the sugar pods. This is shown by the figures 6—8, showing typical pods of the varieties used in the crosses. The figures represent as well the *Pv*, as the *pV* and the *pv* type. To distinguish between the fresh pods of different types is sometimes rather difficult, but the full-grown dried pods almost always show the characteristics of their genotype. Thus the parchmented pods have a smooth surface, are not at all or very slightly constricted between the seeds, and their walls do not stick together except in the seams. The sugar pods, on the contrary, have a shrivelled surface, are in general conspicuously constricted between the seeds, and when the pods are not too narrow in comparison with the size of the seeds, their walls stick together in the places where they are not kept apart by the seeds. Besides the two main factors for pod parchment a lot of modifying factors of small effect must be assumed, because great differences in the pod texture are found among the commercial sugar varieties of the *Pv*-type. The effect of the modifiers may go so far as to make the very well developed sugar pods of some varieties hard to distinguish from the parchmented type. The Es I is such a variety, and although the pods of the figure (7) are normally developed it is easily seen that they come much nearer to the parchmented types than the other sugar varieties do.

To distinguish between the genotypically different sugar varieties it is necessary to investigate the inside of the pod walls. Thorough investigations, including about 1500 pods belonging to about 500 plants of the parent varieties used, have shown that the three genotypes of sugar peas may all be recognized by means of their phaenotypical appearance. Thus the *Pv*-type, as mentioned above, has a membrane



Ww St Buxb

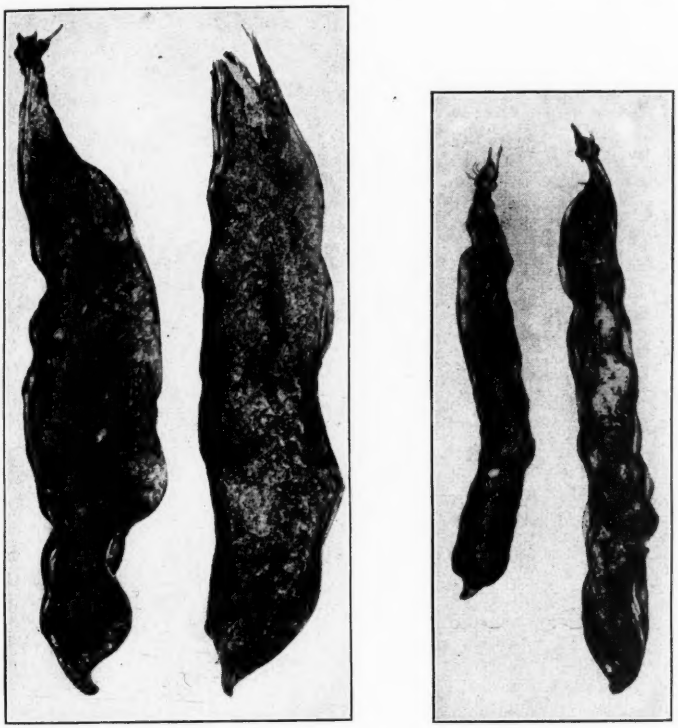
Fig. 6. Types of parchmented pods.



EsI (*Pv*) Bism (*pV*) Gd (*pv*)

Fig. 7. Types of sugar pods.

over the whole inside of the pod wall, the *pV*-type has a stripe of rather strong membrane along each seam, the dorsal stripe being much better developed than the ventral one, and finally the *pv*-type totally lacks sclerenchyma outside the vascular bundles. These differences may



Gj (*Pv*) EsII (*pv*)

Fig. 8. Types of sugar pods.

generally be seen without the aid of either magnifying glass or microscope, but in dubious cases the pod wall must be inspected by means of one of the expedients mentioned. The differences may be seen from figures 9 and 10. These have been prepared in the following manner. The pods were subjected to the common lignin test (phloroglucin and hydrochloric acid), which coloured the sclerenchymatic tissue deeply red, then they were photographed, the red colour of the sclerenchymatic tissue acting as black upon the plate.

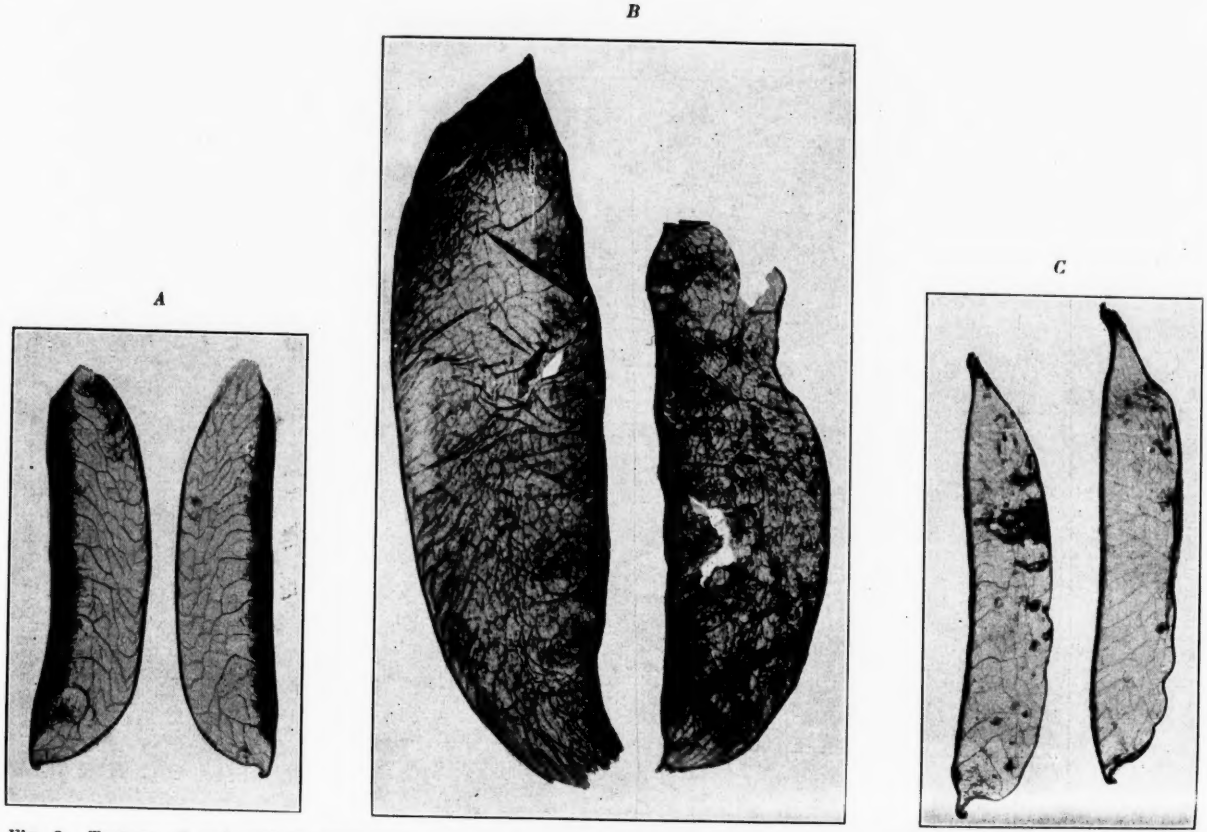


Fig. 9. Texture of pod wall in sugar peas. *A:* *V*-semi-parchmented Bism; *B:* *P*-semi-parchmented Gj; *C:* non-parchmented Gd.

Fig. 9. Texture of pod wall in sugar peas. *A:* V-semi-parchmented Bism; *B:* P-semi-parchmented Gj; *C:* non-parchmented Gd.

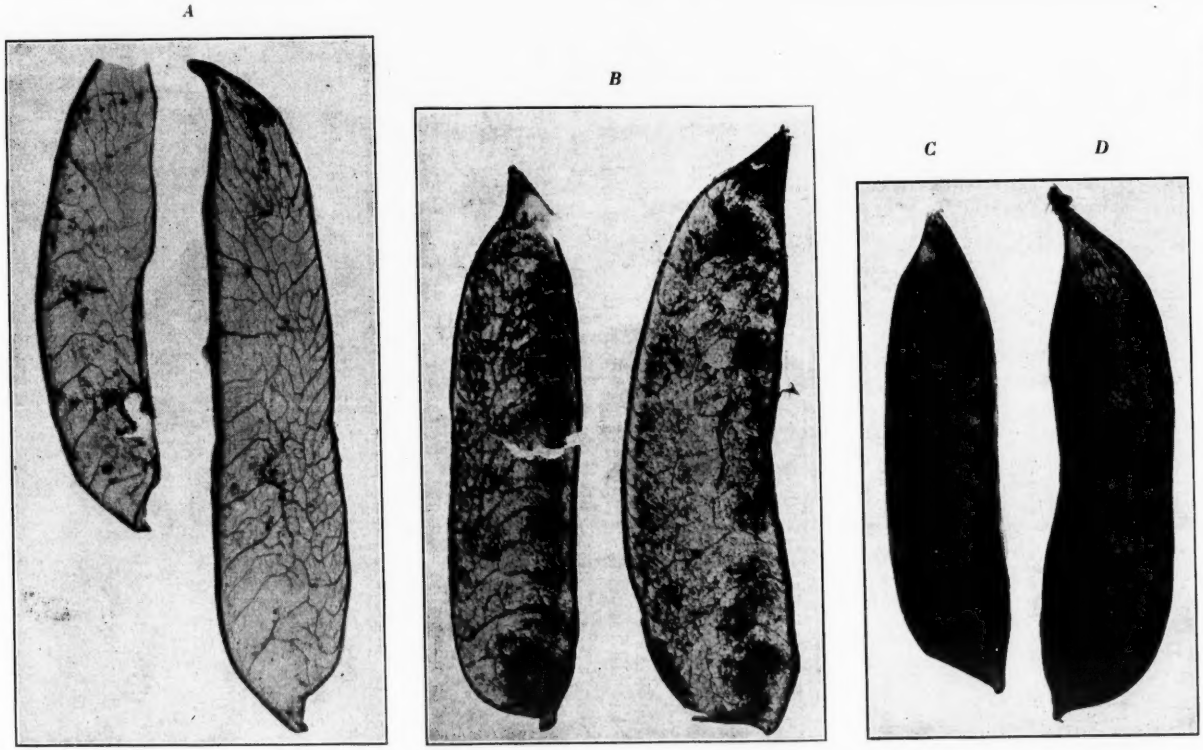


Fig. 10. Pod texture. *A:* non-parchmented EsII; *B:* medium strong *P*-semi-parchmented EsI; *C:* parchmented pod, St; *D:* *P*-semi-parchmented EsI, pod with very strong membrane.

Since three different morphological types of sugar pods can be distinguished it will also be well to have different names for them. The *pv*-type, totally lacking parchment, will be called *non-parchmented,* the *Pv*-type will be named *P-semi-parchmented* and the *pV*-type *V-semi-parchmented.*

The morphological characteristics of the three types of sugar-peas are going to play a rather important rôle in the following part of the investigation. Therefore it will be necessary briefly to discuss their modificability. Among the investigated non-parchmented pods belonging to the parental varieties there was never found any trace of parchment on the inside of the pod wall. Thus it is very little probable that plants of this genotype in the classification of segregating populations have been counted to any of the other types. The *V*-semi-parchmented type is also rather little subjected to modifications by environment. Rather young pods of this type will show the distinct characteristic of the type. Still it is possible that some plants of this type may be considered as non-parchmented ones. Most liable to modifications of the three is the *P*-semi-parchmented type. It is mentioned above that the membrane may be so strong as to make difficult the distinguishing of the type from the parchmented pods. It will, however, in most cases be possible to decide whether a plant is a *Pv*-type or a parchmented one, because the difference is to be seen in the poorly developed pods. However, the modification may also go in the other direction. That is, the membrane is sometimes so poorly developed that it can scarcely be found. In such cases the membrane may be confined to rather strong stripes along the seams and to spots in the middle part of the pod wall. Such pods may, of course, be mistaken for *V*-semi-parchmented or even for non-parchmented ones. Such difficulties for the assorting mostly occur when both pod-parchment factors segregate at the same time.

A comparison between the germination-figures of table 3 and the segregation-figures of table 9 does not show that the recessives are always inferior to the dominants in germination. It should, however, be mentioned that the sugar-type by seed-growers and horticulturists is in general considered a less viable type than the parchmented one, and that the seeds of the latter are in general considered to germinate better than those of the former.

c. THE RESULT OF THE POD-PARCHMENT SEGREGATIONS.

The segregation-figures for the pod-parchment factors are given in tables 9 and 10. The plants from crosses where only one factor segregated could, of course, only be classified in two types. The crosses where both factors segregated were assorted in the four different

TABLE 9. *Segregations of factors P and V (pod-parchment).*

No. of cross	Parents	Number of plants	Number of recessives pro 4	D/m
		V-factor		
1A + 1B + 1E	Ww(*PV*) × Gj(*Pv*)	13040	0,868	− 8,69
1 C	D:o	786	0,93	− 1,18
1 total	D:o	13826	0,872	− 8,71
3	St(*PV*) × Gj(*Pv*)	205	1,05	+ 0,41
9	Bism(*pV*) × EsII(*pv*)	66	1,33	+ 1,54
11	Bism(*pV*) × Gd(*pv*)	451	0,96	− 0,49
6	Ww(*PV*) × EsII(*pv*)	493	1,24	+ 3,09
7	Buxb(*PV*) × EsII(*pv*)	227	1,15	+ 1,31
12	St(*PV*) × Gd(*pv*)	1012	0,78	− 3,80
13	Ww(*PV*) × Gd(*pv*)	701	0,87	− 1,96
5	Gj(*Pv*) × Bism(*pV*)	256	1,16	+ 1,48
8	EsI(*Pv*) × Bism(*pV*)	340	0,94	− 0,64
		P-factor		
2	Gj(*Pv*) × Gd(*pv*)	205	0,89	− 0,91
4	Gj(*Pv*) × EsII(*pv*)	323	0,72	− 2,88
10	Buxb(*PV*) × Bism(*PV*)	142	0,87	− 0,90
6	Ww(*PV*) × EsII(*pv*)	493	1,08	+ 1,02
7	Buxb(*PV*) × EsII(*pv*)	227	0,72	− 2,43
12	St(*PV*) × Gd(*pv*)	1012	1,33	+ 6,06
13	Ww(*PV*) × Gd(*pv*)	701	1,31	+ 4,74
5	Gj(*Pv*) × Bism(*pV*)	256	0,95	− 0,46
8	EsI(*Pv*) × Bism(*pV*)	540	1,01	+ 0,11

morphological types described above. The segregation-figures for these crosses, treated as bi-factorial ones, are quoted in table 10. The segregation-figures for each single factor in these crosses (table 9) have been computed from the figures of table 10 [(parchm. + *Pv*): (*pV* + *pv*) = *P* : *p*, and so on].

In several cases the figures for the single factors do not fit very

well to the expectation, D/m often being greater than 3. This indicates that in these cases something else than mere chance has influenced the distribution of the individuals in different classes. Because of the part these two factors play in the following it is necessary to search for the causes of the disturbances. The following causes may be considered: different germination power, difficulties in the classification and other genetical factors than those, hitherto assumed, being responsible for the segregation.

Of the crosses, in which one factor segregates, only No. 1 and No. 4 need consideration, the rest of this group of crosses showing no remarkable deviations from the expectation.

TABLE 10. *The bi-factorial segregations of factors P and V.*

No. of cross	Parents	Number of plants	Number pro 16									
			PV		*Pv*		*pV*		*pv*		Total sugar	
			Ratio	D/m	Ratio	D/m	Ratio	D/m	Ratio	D/m	Ratio	D/m
6	Ww(*PV*) × EsII(*pv*)	493	9,31	+ 0,87	2,37	— 2,24	1,72	— 4,56	2,60	+ 9,19	6,69	— 0,87
7	Buxb(*PV*) × EsII(*pv*)	227	10,28	+ 2,43	2,83	— 0,41	1,13	— 4,51	1,76	+ 2,96	5,72	— 2,43
12	St(*PV*) × Gd(*pv*)	1012	8,96	— 0,16	1,73	— 6,48	3,90	+ 4,59	1,41	+ 3,36	7,04	+ 0,16
13	Ww(*PV*) × Gd(*pv*)	701	8,72	— 0,93	2,03	— 4,10	3,83	+ 3,51	1,42	+ 2,88	7,28	+ 0,93
5	Gj(*Pv*) × Bism(*pV*)	256	8,75	— 0,50	3,44	+ 1,13	2,62	— 0,98	1,19	+ 0,78	7,25	+ 0,53
8	EsI(*Pv*) × Bism(*pV*)	340	9,60	+ 1,40	2,35	— 1,92	2,64	— 1,06	1,41	+ 1,95	6,40	— 1,40

The size of the D/m for cross 1 is chiefly due to the great number of plants in this cross making the standard error very small, because the deviation in itself is not so great as to cause any severe trouble. Still, of course, D/m = 8,71 points decidedly to a real cause for the deviation. — The F_2-generation consists of typically parchmented and sugar peas. Therefore it must be considered as very little probable that difficulties in the classification should cause the deviation. — If any other factor than the *V*-factor was responsible for the segregation, the deviation could occur only if two or more factors co-operated in the segregation. In that case there should in F_3 occur families segregating either 15 : 1 or 9 : 7, or in ratios close to these. Of this cross some F_3-families have been investigated. The result of this investigation may best be demonstrated by means of the following list of the distribution of the segregating ratios found in different fami-

lies. All segregating families of cross 1A containing more than 40 individuals are listed.

% sugar plants	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	39	42	45
Number of families	0	3	9	7	11	10	8	9	3	1	4	0	0	

It is quite obvious that such a distribution of the segregating ratios of the F_3-families could not be obtained if more than one pair of factors was responsible for the visible segregation, and therefore it must be considered impossible that the deviation is caused by the co-operation of two or more factors for the *P*-character.

The assumption of differences in the germination power causing the deviation in this cross is much more probable than the assumptions just discussed. It is mentioned before that the sugar-type is generally considered a weaker type than the parchmented one. Although this is no proof for the correctness of the assumption of different germination power in seeds carrying the different factors, still it indicates that this may be the case. No general count of the percentage of seeds germinated was taken before 1926. However, part of the F_3-generation of cross 1A was investigated in this respect. The families counted gave a germination percentage of 90 %, and the parchment—sugar segregating families gave a total of 0,78 sugar plants pro 4. The germination percentage of the F_2 of cross 1C was 98,7 %, and the ratio for the sugar plants 0,93 pro 4. From this it is evident that the proportion of sugar plants increases with the germination percentage. Therefore it must also be considered as very probable that the seeds carrying the sugar-factor, on the whole, are less viable than those carrying the parchmenting factor and that this fact gives the explanation of the deviation in the segregation figures of cross 1. It may also be considered as almost certain that the deviation in cross 4 has the same cause.

The deviations of the ratio for the single factors of the bi-factorial crosses might, of course, partly be caused by differences in germination power of the seeds carrying the factors. That would not, however, account for the cases where the recessives are in excess, since it cannot be assumed that these would germinate better than the dominants. As will be shown below there is very little probability for the assumption that more factors than *P* and *V* might be responsible for the segregations here in question. Then remains to consider the possibility of difficulties in the classification as the cause of the deviations. The cases which need consideration are the *V*-segregation of

crosses 6 and 12 and the *P*-segregation of crosses 7 and 13. For the crosses 6, 12 and 13 the segregation-figures for parchmented—sugar (table 10) show that the segregation in the three cases is evidently a bi-factorial one following the 9 : 7-scheme. The deviations in these cases must be caused by mistakes in the assorting of the different sugar-types. The deviation of the parchmented—sugar segregation of cross 7 is great enough to make it most probable that it really is significant, and from causes to be given later it is most probable that *P* and *V* are linked in this cross. Still, there is no cause to consider the segregation as anything but a 9 : 7-segregation, disturbed by linkage. This makes it most probable that also the deviations for the *P*-factor-segregation of cross 7 are to be ascribed to deficient assorting of the sugar-types.

Thus, the result of the considerations concerning the segregation-ratios of *P* and *V* must be that the segregations which are ascribed to each factor really are mono-factorial segregations. The figures of table 10, the bi-factorial segregations, prove that the two factors co-operate as complementary factors which is in conformity with the results reported by previous writers on this subject.

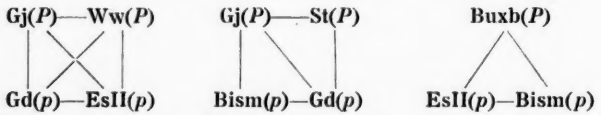
Besides the crosses listed in tables 9 and 10 the following crosses have been investigated:

St $(PV) \times$ Ww $(PV) - F_1$ and F_2 all parchmented,
EsII $(pv) \times$ Gd $(pv) - F_1$ and F_2 all non-parchmented.

d. THE IDENTITY OF THE *P*-FACTOR.

Since all the segregations listed in table 9 are shown to be real mono-factorial ones the identity of the *P*-factor may be proved by showing that the crosses investigated fit into the schemes previously discussed.

The crosses concerning the *P*-factor may be summarized in these schemes:



The identity of the *P*-factors in Gj, Ww and St depends upon the certainty of the non-occurrence of *V*-types among the sugar-peas of the crosses Gj $\times$ Ww and Gj $\times$ St, and of sugar peas in the cross St $\times$ Ww. The number of individuals in the first mentioned

cross is great enough to ascertain the occurrence of *V*-plants among the sugar-peas by a 15 : 1-segregation, and such plants were earnestly searched for, but without success. Although no *V*-plants, in spite of a thorough investigation, were found in the cross Gj × St, the result in this case is somewhat dubious because the D/m of the 15 : 1-ratio is only 1,8. The non-occurrence of sugar-peas in the cross St × Ww gives a D/m-value of 15 : 1 of 2,2, and therefore it is not statistically quite certain. Considering the fact that sugar-peas have never been obtained in cross progenies between parchmented ones, it is very probable that the *P* of St is identical with that of Gj and Ww.

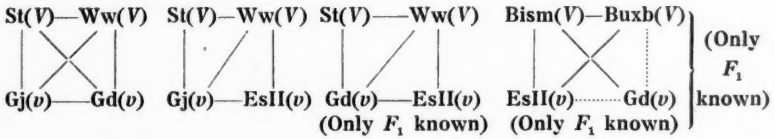
Thus, the *P*-*p*-segregations within each of the two groups of crosses given below must be caused by the same pair of factors:

1. Gj × Gd, Gj × EsII, Ww × Gd, EsII × Ww, St × Gd, Gj × Bism;
2. Buxb × EsII, Buxb × Bism.

The *P*-factor of Buxb cannot with certainty be indentified with that of Gj, Ww and St, since the recessive varieties may be double recessives for two multiple *P*-factors. Neither can the *P*-factor of EsI with certainty be identified because only F_1 is known of Gj × EsI.

e. THE IDENTITY OF THE *V*-FACTOR.

The crosses concerning the *V*-factor may be summarized in the following schemes:



As mentioned before it must be considered as rather certain that no sugar-peas segregate out of the cross St × Ww. With the same degree of certainty it may be said that the *V*-*v*-factors of the varieties St, Ww, Gj, Gd and EsII belong to the same pair of allelomorphs. The group of crosses between the varieties EsII, Gd, Bism and Buxb is not directly connected with the other crosses, and therefore it cannot be definitely proved that the same factors are responsible for the segregations in the two groups of crosses. Even within the last mentioned group it is not certain that the same pair of allelomorphs is responsible for the two *V*-*v*-segregations, because the number of individuals in the

cross Bism × Buxb is too small to give certainty for the non-occurrence of the *P*-semi-parchmented type among the sugar peas of the F_2.

Thus, it has not been possible to prove with absolute certainty that all the *P-p*-segregations are caused by the same pair of allelomorphs, nor has it been possible for the *V-v*-segregations. It should, however, be remembered that there is a very great probability for the identity of the factors within certain groups of crosses, as demonstrated by the schemes. Further, when all experience concerning these factors is taken into account it must be considered that it is very probable that all the *P-p*-segregations are caused by the same pair of allelomorphs, and that the same is the case for the *V-v*-segregations.

3. POD-APEX FACTORS.

a. PREVIOUS RESULTS.

All earlier investigations concerning this character have shown that the blunt pod-apex is dominant over the acute one and that crosses between the two types in F_2 give a mono-factorial segregation.

b. THE EFFECT OF THE FACTORS.

To make the following intelligible it is necessary to mention that the crosses reported below show that two complementary factors cause the blunt pod-apex.

WELLENSIEK points, in his monograph, to the fact that the character is influenced by the maturity. The present author's experience agrees fully with the statements of WELLENSIEK. There might, however, be added the fact that the difficulties for the classification of the pods after their types of apex are considerably greater among the sugar-peas than among the parchmented ones, the latter type evidently being the one investigated by earlier writers on the subject. The differences between different types of pod-apex as well as the differences between the parchmented and the sugar-peas in this respect may be seen in figures Nos. 6—10 (pp. 48—51).

Further, it may be mentioned that the form of the pod-apex to some degree depends upon the contents of the pod. Thus, a pod with many tightly sitting seeds will sometimes mechanically be given the blunt apex form by the pressure of the uttermost seed. In parchmen-

ted pods and even in the common *P*-semi-parchmented ones, this occurs so infrequently, that it scarcely needs any consideration. In the sugar-pods of *pV*-type and *pv*-type they may, however, occur somewhat more often, thereby causing some trouble for the classification.

Some investigations have been carried out concerning the effect of the pod-apex factors upon the germination and upon some quantitative characters of the plant, but they did not indicate the existence of any effect of this kind.

c. THE RESULT OF THE POD-APEX SEGREGATIONS.

Table 11 gives the segregation ratios for the crosses between genotypically different pod-apex types. Crosses 6 and 13 between acute-podded parents gave both blunt-podded F_1-plants. The segregation-

TABLE 11. *Segregations of factors Bta and Btb (pod-apex).*

No. of cross	Parents	Number of plants	Number of acute-podded pro 16 or 4 resp.	$D/_m$
	Bi-factorial segregations			
6	EsII(*bta Btb*) × Ww(*Bta btb*)	493	7,98	2,80
13	Gd(*bta Btb*) × Ww(*Bta btb*)	701	8,25	4,17
	Mono-factorial *Bta*-segregations			
4	Gj(*Bta Btb*) × EsII(*bta Btb*)	323	0,99	0,10
5	Gj(*Bta Btb*) × Bism(*bta Btb*)	256	1,00	0,00
7	Buxb(*Bta Btb*) × EsII(*bta Btb*)	227	0,83	1,38
8	EsI(*Bta Btb*) × Bism(*bta Btb*)	340	0,80	2,13
12	St(*Bta Btb*) × Gd(*bta Btb*)	1012	0,92	1,48
	Mono-factorial *Btb*-segregations			
1	Gj(*Bta Btb*) × Ww(*Bta btb*)	786	1,00	0,00
14	St(*Bta Btb*) × Ww(*Bta btb*)	70	1,08	0,38

figures point to 9 : 7 as the most probable theoretical ratio, although the fit is far from good. The bad fit is probably caused by difficulties in the classification of the pods, which difficulties were noticeably greater in these crosses than in the mono-factorial ones. Thus, it must be considered as most probable that these crosses really follow the 9 : 7-ratio, and that two complementary factors are responsible for the segregations. WHITE has introduced the symbol *Bt* for the one factor,

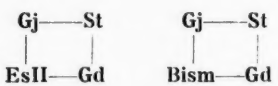
hitherto known, for blunt pod-apex, therefore the two factors in the crosses considered above will be given the symbols *Bta* and *Btb*.

In conformity with the results quoted above all blunt varieties must be *Bta Btb*, and the acute-podded ones *Bta btb*, *bta Btb*, or *bta btb*. Since it has not been possible to find any differences in the phaenotypical appearance of the two factors the constitution of the different acute varieties must be decided upon by means of the results of the crosses. Besides the crossing-results listed in table 11 the following ones have been secured: EsII × Bism gave F_1 and F_2 all acute, EsII × Gd gave F_1 all acute, and Gj × St gave F_1 and F_2 all blunt with D/m for 15 : 1 = 3,23. From this it must be concluded that EsII, Bism and Gd all carry one dominant factor and that Ww carries the other dominant factor. The dominant of Ww has been called *Bta*. Out from these statements the factorial formulas given to the different varieties in table 11 are arrived at.

The mono-factorial segregations need no further consideration because none of them show so great a deviation from the expected segregation ratio that it might cause any trouble for the interpretation of the crosses as mono-factorial ones.

d. THE IDENTITY OF THE *Bt*-FACTORS.

The identity of the *Bta*-factors in the crosses Gj × Es II, St × Gd, and Gj × Bism is proved by the following scheme of crosses.



The *Btb*-factors are evidently identical in both the mono-factorial crosses where these factors segregate because the recessive parent is the same in both crosses.

It is not possible further to prove the identity of the *Bta*- and *Btb*-factors. Still, it must be considered as most probable that all the factors above named *Bta* are identical and that the same is valid for the *Btb*-factors.

4. FLOWER COLOUR FACTORS.

a. PREVIOUS RESULTS.

MENDEL and after him numerous other investigators have obtained mono-factorial segregations of the fundamental factor for flower colour, which is the one segregating in the crosses considered here.

TSCHERMAK (1904, W 139) and after him WHITE (1917, W 167) used the symbol *A* for this factor. WELLENSIEK, in his monograph, changed the symbol to A_1, because TEDIN (1920, W 126) had shown that three factors instead of the two, known up to then, were responsible for the colour of the flower. Later, however, the TEDINS and WELLENSIEK (1926) have agreed to use the symbols *A*, *Ar* and *B* for the three factors considered. Thereby WELLENSIEK has returned to the old symbol, *A*, for the fundamental factor, and this symbol will be used here.

b. THE EFFECT OF THE *A*-FACTOR.

The specific effect of the *A*-factor as a fundamental factor for the colour of the flower, of the leaf axil and of the seed coat is too well known to need further discussion.

As is stated in the discussion concerning the germination of the different morphological types (pp. 29—31) the *A*-factor has also a rather conspicuous effect upon the viability of the individual. Thus, it has been shown that the seeds carrying the *A*-factor germinate better than those carrying the *a*-factor, even when they are grown upon the same mother plant. The effect upon the germination is still more pronounced if the seeds are grown upon mother plants carrying different factors.

Further, the *A*-factor influences the time of flowering, as is shown by LOCK (1904—1907, W 88, 89, 91), TSCHERMAK (1910, W 143),

TABLE 12.

No. of cross	Parents	Average time of flowering (Days from June 1 st.)					
		A-parent	*a*-parent	D/m for parents	*A*-F_2-plants	*a*-F_2-plants	D/m for F_2-types
1	Gj × Ww	40,84 ± 0,687	37,67 ± 0,129	4,535	39,16 ± 0,375	33,90 ± 0,617	7,285
	Gj × Bism	40,84 ± 0,687	29,35 ± 0,287	15,444	40,54 ± 0,316	36,98 ± 0,687	4,709
	Gd × Bism	43,41 ± 0,118	29,35 ± 0,287	45,355	34,10 ± 0,322	28,91 ± 0,803	6,000
12	Gd × St	43,41 ± 0,118	38,95 ± 0,608	7,194	37,67 ± 0,339	36,93 ± 0,322	1,581
13	Gd × Ww	40,67 ± 0,351	37,67 ± 0,129	8,043	34,67 ± 0,142	32,11 ± 0,437	5,565

HOSHINO (1915, W 65), and KAPPERT (1925, W 80 a). In all crosses $A \times a$, recorded in this paper, the purple-flowering F_2-plants flower later than the white ones. This is exemplified in table 12.

Most of the investigators mentioned above interpret the effect of the *A*-factor upon the time of flowering as caused by linkage between *A* and one factor for the time of flowering.

The *A*-factor also seems to have an effect upon the stature of the plant, the *A*-plants always being the more robust ones in the segregating progenies.

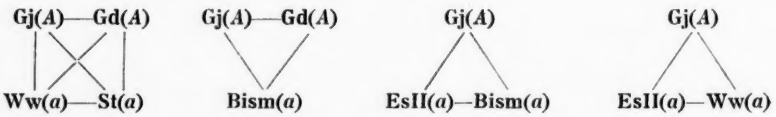
c. THE RESULTS OF THE *A*-*a*-SEGREGATIONS.

The segregation-figures for the *A*-factor are given in table 13. There can in no case be any doubt as to the mono-factorial character of the segregation, because the figures fit fairly well to the expectation. In most crosses there is found a deficiency in the number of whites, but this phenomenon may with certainty be ascribed to the differences in the germination-power of the seeds carrying different factors. The existence of these differences has been proved in the discussion concerning the germination.

For the following discussion of the identity of the *A*-*a*-pair of factors it may be enough to point to the fact that the cross Gj × Gd gave no white-flowering plants (D/m from 15 : 1 = 1,77), and that the crosses Ww × St and Bism × EsII did not produce any coloured-flowering plants.

d. THE IDENTITY OF THE *A*-FACTOR.

The following crossing-schemes show the result of the crosses concerning the identity of the *A*-factor.



The fact that the number of individuals in the cross Gj × Gd has been so small that the D/m of the 15 : 1-segregation does not reach the value of three must not be allowed to cause any trouble, since the experience from very numerous crosses of this type shows that a cross between two real purple-flowering varieties has never given any *a*-plants.

Thus it must be considered as certain that the factors causing the *A*-*a*-segregation must be identical in all the crosses.

TABLE 13. *Segregations of factors A (flower colour), R (cotyledone form), I (cotyledone colour) and Cp (pod-form).*

No. of cross	Parents		Number of plants	Number of recessives pro 4	D/m
	Dom.	Rec.			
			A-factor		
1 C	Gj	Ww	786	0,95	0,81
3	Gj	St	205	1,01	0,08
4	Gj	EsII	323	0,97	0,31
5	Gj	Bism	256	0,80	1,85
11	Gd	Bism	451	0,86	1,71
12	Gd	St	1012	1,00	0,00
13	Gd	Ww	701	0,88	1,85
			R-factor		
1 C	Gj	Ww	786	1,05	0,81
3	Gj	St	205	0,78	1,82
6	EsII	Ww	493	0,83	2,18
12	Gd	St	1012	0,80	3,64
13	Gd	Ww	701	0,89	1,69
			I-factor		
1 C	Gj	Ww	186	0,97	0,25
6	EsII	Ww	493	0,82	2,31
13	Gd	Ww	153	1,04	0,29
			Cp-factors		
1	Gj	Ww	786	0,88	0,86
6	EsII	Ww	493	0,52	2,76

5. THE COTYLEDONE-FORM FACTOR.

a. PREVIOUS RESULTS.

Numerous investigators from MENDEL up to this day have studied the inheritance of the cotyledone-form in peas. Most of them have dealt with the difference investigated by MENDEL, the difference between the marrow-fat seed-type and the other types of seeds. This difference has always proved to be due to one single pair of factors, *R-r* after WHITE and WELLENSIEK (*l. c.*). Further investigations into the matter have revealed that more factors than *R* have an influence

upon the form of the cotyledones. Still, the most conspicuous difference is caused by the *R*-factor. However, there is in all languages some confusion as to the names of the different types of cotyledone-form, round, smooth and indented being used as opposed to marrow-fat and wrinkled. Further, some indented seeds, although genetically distinctly different from the marrow-fat peas and by other means easily recognized also phaenotypically, have a surface as wrinkled as that of the latter type. In order to avoid further confusion, in this paper the names »marrow-fat» for the *r*-type and »not-marrow-fat» for the *R*-type will be used.

b. THE EFFECT OF THE *R*-FACTOR.

The *r*-seeds are, in general, deeply wrinkled and the *R*-seeds not wrinkled. However, among the *R*-seeds, there may be found many different types up to such which, as is mentioned above, equal the *r*-seeds in outward aspect. Therefore the most deciding difference between the two phaenotypes is to be found in the difference between their starch grains — those of the *R*-seeds being oval-shaped and unsplit, and those of the *r*-seeds nearly globe-shaped and split. [DARBISHIRE (1908, W 30; 1909, W 32), KAPPERT (1915, W 76; 1920, W 78)].

It is shown above that the difference in the pair of factors in question is followed by a difference in the viability of the seeds. Investigations concerning the effect of the *R*-factor upon the stature of the plant, moreover, point towards a favourable effect of the *R*-factor upon this character.

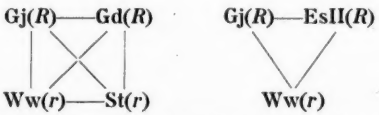
c. THE RESULT OF THE *R*-*r*-SEGREGATIONS.

The segregation-figures of table 13 concerning the *R*-factor do not, in a couple of cases, fit very well to the expectation. This, however, must be caused by the effect of the factor upon the germination-power of the seeds. Thus, all the segregations of the *R*-factor must be considered as mono-factorial ones.

Besides the segregations listed in table 13 the results of the following crosses must be recorded: Gj × EsII and Gj × Gd giving only not-marrow-fat peas (D/m from $15 : 1 = 5{,}18$ and $= 3{,}74$ resp.), Ww × St giving in F_1 and F_2 only marrow-fat seeds.

d. THE IDENTITY OF THE *R*-FACTOR.

The following schemes account for the crosses:



Thus, the segregating pair of factors is identical in all the crosses.

6. THE COTYLEDONE COLOUR FACTOR.

a. PREVIOUS RESULTS.

Also this character was investigated by MENDEL and many later investigators. Most investigators found a mono-factorial difference, with yellow cotyledones dominant over green ones. WHITE (1916, W 166) found a yellow-coloured type, recessive to the green one. The factor for dominant yellow by WHITE was called *I*. In all crosses dealt with here the yellow colour has been dominant, and thus we only have to consider the *I*-factor.

b. THE EFFECT OF THE *I*-FACTOR.

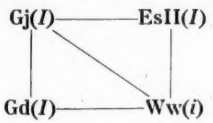
It is known to all geneticists that the *I*-factor makes the original green pigment of the cotyledones disappear. No investigations have been carried out concerning the effect of the *I*-factor upon other characters than the cotyledone colour.

c. THE RESULTS OF THE *I-i*-SEGREGATIONS.

Both the crosses, in which the F_1 had purple flowers, have given segregation-figures fitting very well to the expectation. The deviation in the white-flowering cross EsII × Ww is rather great, but there can be no doubt that it is caused by differences in the germination-power of the yellow and the green seeds. That it really is so is indicated by the fact that the germination has been much better in the crosses giving well-fitting segregation figures than in the cross EsII × Ww.

d. THE IDENTITY OF THE *I*-FACTOR.

Referring to what is said above concerning the crosses Gj × Gd and Gj × EsII it may be enough to give the following scheme in order to show that the same pair of factors must be responsible for the segregation in cotyledone colour in the three crosses tabulated.



7. SEGREGATION IN POD FORM.

Although they are not sufficient to allow the advancing of definite genetical formulas the results of crosses 1 and 6 concerning the form of the pods have been tabulated in table 13. It may be seen from the figures that these results point towards a bi-factorial segregation, the factors co-operating as multiple ones. That we here are really dealing with genetically different types is shown by the fact that the F_3 of cross 1A, grown in 1926, yielded some progenies which undoubtedly were true-breeding curved-podded. Beyond the stating of this fact the investigations have not been carried out.

It may also be mentioned that Gj as well as EsII are typically straight-podded types, but most Ww-plants carry one or more slightly curved pods. However, there is a distinct difference between the common Ww-plants and those of the F_2-progenies counted as curved, the last mentioned ones carrying conspicuously curved pods only.

8. SUMMARY OF THE RESULTS CONCERNING THE HEREDITY OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS.

This summary will be confined to the results concerning the identity of the factors for the same character in different crosses. This is, namely, of a special interest for the investigations reported in the following.

TABLE 14. *Identical factors segregating in different crosses.*

No. of cross	Parents	*Le*	*P*	*V*	*Bla*	*Blb*	*A*	*R*	*I*
1	Gj × Ww	■	—	■	—	■	■	■	■
2	Gj × Gd	■	■	—	—	—	—	—	—
3	Gj × St	—	—	■	—	—	■	■	—
4	Gj × EsII	—	■	—	■	—	■	—	—
5	Gj × Bism.....	—	■	—	■	—	■	—	—
6	EsII × Ww	■	■	■	—	—	—	■	■
11	Bism × Gd.....	—	—	—	—	—	■	—	—
12	St × Gd	■	■	■	■	—	■	■	—
13	Ww × Gd	—	—	■	■	—	■	■	■
14	St × Ww	■	—	—	—	■	—	—	—
7	EsII × Buxb.....	■	■	■	—	—	—	—	—
9	EsII × Bism.....	—	—	■	—	—	—	—	—
10	Bism × Buxb ...	■	■	—	—	—	—	—	—
11	Bism × Gd	■	—	■	—	—	—	—	—

A summary of the conclusions arrived at in the foregoing shows that within each of two groups of crosses several factors are identical. This is demonstrated by table 14. In this table the two groups of crosses are separated by a horizontal line, and the crosses of each group, for which it has been proved that the segregations of a certain character are caused by identical factors, are marked with black squares.

Further it may be pointed to the fact that the occurrence of two separated groups among the crosses is exclusively due to the unfortunate failure of all the cross pollinations between Ww and Buxb. Had this cross been among those observed and had it given the result to be expected, *viz.* dwarfed parchmented plants in F_1 and all F_2-plants parchmented, this would have brought all the segregations marked in table 14 into one single group. Thereby it would also have been proved that all segregations for each factor indicated in table 14 are due to one single factor.

However, Buxb as well as Ww have been crossed with a dwarfed parchmented variety, Laxton's Superb. In both cases F_1 consisted entirely of dwarfed, parchmented plants, and F_2 of the two crosses consisted of 131 and 169 dwarfed parchmented plants respectively. This shows that the parchment in Ww and Buxb cannot be due to different multiple factors. Then the *P* as well as the *V* causing the parchment of Ww must also be responsible for the parchment in Buxb. Thereby the two groups of crosses are closed up into one. Thus, in reality all segregations of each factor marked in table 14 must be caused by the very same factor.

It should be observed, however, that the proof for the identity of the factors has been confined to prove that neither two or more multiple factors nor two or more complementary factors can be responsible for the segregations, considered to be caused by the same factors. It should also be remembered that there is very little probability that any of the morphological characters considered might be caused by factors co-operating in such a complex manner that all the segregations investigated could imitate the segregation results to be expected if only one pair of factors causes the segregations of the characters. The probability for the occurrence of such complexities is, indeed, such a small one that it may be neglected. In consequence the results arrived at in the investigations concerning the identity of factors may be considered as certain.

V. CO-OPERATION OF FACTORS FOR DIFFERENT MORPHOLOGICAL CHARACTERS.

1. THE EFFECT OF ERRORS IN THE CLASSIFICATION UPON THE LINKAGE VALUE.

Before entering into the discussion of the results quoted in the tables it will be well briefly to discuss the effect of errors in the classification upon the linkage values found. If the factors are inherited independently, errors in the classification will only give rise to segregation figures deviating more or less from the ideal ratio but they will not result in figures imitating those caused by linkage. This is the case because the proportions of dominant: recessive of the one character are equal among the dominants and recessives of the other character. If the factors are assumed to be *A*-*a* and *B*-*b* this may be demonstrated as follows:

The F_2 consists of $\quad {}^3/_4 A \quad + \quad {}^1/_4 a$

In both these groups the types of the *B*-character are distributed in the same proportions $\quad \overline{{}^3/_4 B + {}^1/_4 b} \qquad \overline{{}^3/_4 B + {}^1/_4 b}$

If then, owing to the difficulties of the classification, $^1/_{10}$ of the *A*-plants are counted as *a*-plants we must expect that even among these plants the proportions are unchanged, and it is easily to be seen that this does not give figures imitating those caused by linkage, whichever method is used for calculating the linkage value.

However, if there really is a linkage between the factors *A* and *B*, the result will be that the expected proportions of *B*- and *b*-plants are not equal among the *A*-plants and the *a*-plants. This matter may best be discussed in connection with a hypothetical case of coupling between factors *A* and *B*, demonstrated in table 15 below.

As a basis for the discussion there may be assumed a hypothetical segregation due to two factors with the linkage value of 6,6. This gives by correct classification the proportions of different classes 11 : 1 : 1 : 3. From these segregation-figures are calculated the proportions of *B*- and *b*-plants among the *A*- and *a*-plants resp. (second line of the table).

If, however, by errors in the assorting of the plants, $^1/_{10}$ of the *A*-plants are counted as *a*-plants, the number of *B*-plants among the *a*-plants will show a greater increase than the number of *b*-plants. The result of this will be the proportions of the different types given in

the fifth line of the table, from which is to be seen that the proportions of *B*-plants to *b*-plants are changed only among the *a*-plants but not among the *A*-plants.

The effect of the differences in distribution upon the linkage value is also to be seen from the table, the errors in the classification lowering the linkage value from 6,6 to 5,1, when this value is calculated with the aid of the coeff. of ass. Errors in the classification will have the same effect if *a*-plants are counted as *A*-plants and if the factors are brought into the cross as DR × RD instead of DD × RR.

TABLE 15. *Effect of errors in the classification of the segregating groups due to two coupled factors, A and B.*

F_2-phaenotypes	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
Numbers pro 16 by coupling 6,6: 1	11	1	1	3
Percentages of *B* and *b* within *A* and *a* resp.	91,67	8,33	25	75
Linkage values calc. from distribution of *B* and *b* among *A*- and *a*-types resp.	6,6		6,6	
Linkage value from coeff. of ass.	6,6			
Percentages of *B* and *b* among *A* and *a* resp. if 10 % of *A*-plants are classified as *a*-plants	91,67	8,33	34,5	65,5
Numbers pro 16 when incorrectly classified	9,9	0,9	1,8	3,4
Linkage values calc. from distribution of *B*- and *b*-types among *A*- and *a*-types when incorrectly classified	6,6		2,3	
Linkage value from coeff. of ass. by incorrect classification	5,1			

The linkage values may, however, be calculated in different ways, any combination of two of the segregating groups giving equations from which this value may be calculated. Thus the linkage value may also be computed by means of the proportions between the *AB*- and *Ab*-groups and by means of the proportions between the *aB* and *ab*-groups. If no disturbances occur in the assorting, the linkage values computed from these figures will both agree with the one computed by the aid of the coeff. of ass. If, however, the classification is incorrect in the way mentioned above, the different proportions between the *B*- and *b*-plants among the two groups of the *A*-character will give rise to different linkage values, namely 6,6 and 2,3. It should be observed that the losing group (*A*) still gives the correct linkage value and that the whole deviation is to be found in the increased group (*a*).

It ought also to be mentioned that deviations from the ideal ratio caused by differences in the viability of different phaenotypes generally has no effect upon the linkage value, as long as the difference always appears between any two groups of *A*- and *a*-type or of *B*- and *b*-type. Differences in viability may, however, sway the linkage value, if only one of the four groups of the bi-factorial scheme deviates in this respect from the others. In this case, namely, the difference in viability is due not to the factors themselves but to the co-operation between them. [Compare HALLQVIST (1926): investigations concerning synthetical lethality in barley!] Even in such cases the linkage values computed by means of the distribution of the *B*- and *b*-types among the *A*- and *a*-plants will give indications concerning the certainty of the linkage value computed by the aid of the coeff. of ass. Therefore such values are given in the following tables for some cases where it is of a special interest to know more about the cause of the deviations from the ideal figures than what can be concluded from the mere bi-factorial segregation-figures.

2. *Le* CO-OPERATING WITH *P*.

The results concerning the inheritance of the factors for internode length and pod parchment when segregating in the same cross are given in table 16.

The figures of the headings of tables 16, 20, 21 and 25 correspond with the following headings of columns. Two hypothetical factors, *A* and *B*, may be assumed to segregate.

1 = Number of cross.
2 and 3 = Parents.
4 = Number of plants.
5 = Proportion of *AB*-plants found.
6 = D/m of » » » » »
7 = » » *Ab*- » »
8 = » » » » » » »
9 = » » *aB*- » »
10 = » » » » » » »
11 = » » *ab*- » »
12 = » » » » » » »
13 = Difference between proportion of *ab*-plants and corr. exp.
14 = $D_{corr.\ exp.}/m_{corr.\ exp.}$ for *ab*-plants.

TABLE 16. *Co-operation of Le-factor with pod-parchment factors.*

TABLE 16. *Co-operation of Le-factor with pod-parchment factors.*

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	Le P	*le p*		*Le P*		*Le p*		*le P*		*le p*								
2	Gj	Gd	30	11,4	+ 1,66	2,6	− 0,35	0,5	− 2,19	1,5	+ 0,71	+ 0,99	—	—	—	4	—	20
12	St	Gd	1012	9,11	+ 0,44	2,96	− 0,20	1,60	− 7,11	2,33	+ 10,90	+ 1,03	7,52	2,4	1,9	2,3	0,2	31
	Le p	*le p*																
6	EsII	Ww	493	8,55	− 1,26	3,15	+ 0,53	3,12	+ 0,43	1,18	+ 1,03	+ 0,02	0,11	—	—	1,0	—	50
7	EsII	Buxb	227	9,38	+ 0,72	2,54	− 1,11	3,73	+ 1,76	0,35	− 2,53	− 0,39	1,75	1,6	1,9	1,8	0,4	36
10	Bism	Buxb	142	9,01	+ 0,02	2,47	− 1,01	3,49	+ 0,94	1,13	+ 0,40	+ 0,09	0,27	1,5	0,9	1,0	—	50
	Le V	*le v*		*Le V*		*Le v*		*le V*		*le v*								
11	Bism	Gd	451	11,43	+ 6,50	0,85	− 7,31	0,75	− 7,65	2,97	+ 10,82	+ 2,08	12,02	9,3	7,1	8,2	1,3	11
12	St	Gd	1012	11,22	+ 8,88	0,85	− 10,91	1,60	− 7,11	2,33	+ 10,90	+ 1,55	14,35	3,8	6,0	5,0	0,5	17
	Le v	*le V*																
1 A	Gj	Ww	4496	8,87	− 1,10	3,05	+ 0,54	4,07	+ 11,51	0,007	− 17,4	− 0,772	15,14	3,20	19,9	15	3,8	6,3
1 B			7785	8,30	− 7,78	3,66	+ 9,30	4,006	+ 14,17	0,014	− 22,41	− 0,909	21,4	5,62	15,2	12	1,5	7,7
1 C			786	8,49	− 1,80	3,68	+ 3,05	3,81	+ 3,63	0,02	− 7,10	− 0,866	6,82	2,8	12,6	12	5,9	7,7
1 E			2000	7,90	− 6,21	3,77	+ 5,50	4,31	+ 9,36	0,016	− 11,31	− 1,008	11,49	—	14,39	15	6,0	6,3
Total of cross 1			15067	8,42	− 8,92	3,50	+ 9,80	4,06	+ 20,78	0,017	− 32,77	− 0,879	29,30	5,63	13,4	13,3	1,6	6,6
6	EsII	Ww	493	7,82	− 3,31	3,89	+ 3,17	3,21	+ 0,75	1,08	+ 0,46	− 0,25	1,26	1,6	1,1	1,3	0,2	44
7	EsII	Buxb	227	7,54	− 2,77	4,37	+ 3,31	3,88	+ 2,13	0,21	− 3,07	− 0,96	3,48	—	3,7	3,9	1,2	21
	Le PV	*le pv*		*Le* parchm.		*Le* sugar		*le* parchm.		*le* sugar								
12	St	Gd	1012	33,85	+ 7,20	14,92	− 6,96	1,91	− 10,14	13,82	+ 10,86	+ 6,92	10,95	—	—	—	—	—
	Le pv	*le PV*																
6	EsII	Ww	493	25,83	− 0,86	21,03	+ 0,02	11,42	+ 2,30	5,72	− 1,44	− 1,42	1,57	—	—	—	—	—
7	EsII	Buxb	398	26,11	− 0,59	21,83	+ 0,55	13,33	+ 3,80	2,73	− 4,27	− 3,49	3,67	—	—	—	—	—

15 = Linkage value computed by the aid of ratio of types $AB : Ab$
16 = » » » » » » » » » » $aB : ab$
17 = Linkage value computed by the aid of coeff. of ass.
18 = ± m of linkage value computed by the aid of coeff. of ass.
19 = Cross-over value corresponding with the linkage value of col. 17.

In columns 2 and 3 the genetical constitutions of the parents are given.

In columns 15 and 16 are given the groups within which the linkage value is calculated.

When the segregation of one character is due to more than one factor the segregation figures, of course, will follow a three-factorial scheme instead of a bi-factorial one.

The proof to be demanded for accepting linkage as the cause of disturbed bi-factorial segregation-figures has been discussed in an introductory chapter (pp. 23—24). There was also mentioned that the method used in the investigation here reported for proving the linkage has been the following: crosses were performed where the factors considered were introduced in the hybrid as DD × RR as well as DR × RD. When the F_2-generations of such crosses give the results to be expected by linkage it must be considered as proved that we have to deal with a case of linkage between the factors. Among the five crosses in which *Le* and *P* segregate No. 12 and No. 7 represent the two reverse types of crosses. The figures of cross 12 show deviations from the ideal ones which decidedly point towards a case of linkage. Those of cross 7 may be questioned, because neither the deviation of the value for the double recessives nor the linkage value itself reaches the size of three times their standard errors. However, the figures of columns 18 and 19 give results agreeing with the expectation by a weak linkage and the irregular deviations of the bi-factorial segregation from 9 : 3 : 3 : 1 are to be expected, although not so great, because of the ratio $P : p = 3{,}28 : 0{,}72$. Therefore it seems probable that also the deviations from expectation of cross 7 are to be considered as indicating linkage between *Le* and *P*. Thus it is probable that the factors *Le* and *P* really belong to one linkage group.

The result of cross may be neglected because too few individuals of this cross were grown. Still, it points in the same direction as that of the two crosses just discussed. Crosses 6 and 10 do not give any indication of a linkage between the factors in question.

Since it has been proved in chapter IV that the equally symbo-

TABLE 17. *Certainty of differences between linkage values for Le and P.*

No. of cross	Parents	Gametic ratio ± *m*	D/m for gametic ratios of cross indicated at the left margin and cross No.		
			6 (1 ± 0,4)	7 (1,8 ± 0,4)	10 (1 ± 0,7)
6	EsII × Ww	1 ± 0,4	—	—	—
7	EsII × Buxb	1,8 ± 0,4	1,41	—	—
10	Bism × Buxb	1 ± 0,7	—	1,0	—
12	St × Gd	2,3 ± 0,2	2,9	1,1	1,8

lized factors segregating in different crosses are identical, the result of all *Le* + *P*-crosses indicates that these factors do not always show the same degree of linkage. Moreover, it may be pointed out that even if some doubt may be left as to the identity of the factors segregating in cross 12 and in cross 10 there can be no such doubt as to the identity of the factors operating in crosses 7 and 10, the three varieties used for parents in these crosses all having been intercrossed. The question of the occurrence of different linkage values for two factors will be further dealt with in connection with the segregations of the factors *Le* and *V*. It may be enough here to refer to table 17, giving the D/m-values of the linkage values for *Le* and *P*, found in different crosses, and to state that this table shows that the difference in the linkage value between crosses 12 and 6 is statistically certain.

3. *Le* CO-OPERATING WITH *V*.

The results of the crosses in which *Le* and *V* segregate are given in table 16. Concerning the interpretation of the segregation-figures of crosses 1, 7, 11 and 12 there is very little doubt: they all show the distribution typical for linkage cases. That linkage really is the cause of the deviations is further testified by the fact that in crosses 11 and 12 the figures seem to indicate coupling and in crosses 1 and 7 the occurrence of repulsion between the factors *Le* and *V*, all which is to be expected because of the genetical constitution of the parental varieties used. The result of cross 6, however, is doubtful. The linkage value, calculated by means of the coeff. of ass. is 1,3 ± 0,2, that is: the difference from the value 1,00, indicating independent inheritance is only 1,5 times the standard error. Moreover, only the group of double dominants is lower than is expected by independent inheri-

tance. This, however, cannot be considered as a serious objection to the interpretation of the deviations as caused by linkage, because both the monohybrid segregations show too low figures for the dominants ($Le : le = 2{,}93 : 1{,}07$, $V : v = 2{,}76 : 1{,}24$). The last mentioned fact might, by a weak linkage between the factors, easily lead to an increase in the group of double recessives, great enough to cause the figure for this group to exceed 1 pro 16. That this really has taken place is shown by the deviation of the number of double recessives from the corrected expectation ($-0{,}25$). The linkage values calculated by the aid of the distribution of the internode-length types among the pod parchment types point decidedly towards linkage, the deficient dominant group giving the value 1,6 and the favoured recessive group giving 1,1. Concerning these figures it should also be observed that it is most probable that the increase in the number of *v*-types is due to errors in the classification. The sugar types generally being the less viable ones, we should have expected deficiency in this type. Thus, it cannot be dediced whether in cross 6 there is any linkage between the factors *Le* and *V*, although most facts speak in favour of a weak linkage. However, it should also be observed that nobody would have considered the deviations in cross 6 as anything but chance variations from the 9 : 3 : 3 : 1-ratio if the existence of a linkage between *Le* and *V* had not been proved by the results of the other crosses recorded.

In order further to testify that the deviations in the segregation-figures really are due to linkage between the factors some F_3-progenies have been grown. From the F_2 of cross 1A 227 plants were selected with regard to their properties for practical use. Therefore, more plants of the dwarfed parchmented type were taken than of the other types. Thus only the relations between segregating and not segregating families can be used for calculation of the linkage value. By checking up the F_3-families only those have been considered which contained at least 30 individuals, the D/m of a true-breeding family from a hypothetical 3 : 1-segregation by this number being 2,90.

The results of the F_3-families were:

4 dwarfed sugar F_2-plants all breed true.

99 dwarfed parchmented F_2-plants gave 14 true-breeding families and 85 segregating 3 parchmented : 1 sugar.

28 tall sugar plants gave 21 true-breeding families and 7 segregating 3 tall : 1 dwarf.

83 parchmented plants gave 0 true-breeding, 6 segregating 3 parchment : 1 sugar, 14 segregating 3 tall : 1 dwarf and 63 double segre-

gating families; none of the double segregating families yielded too many dwarfed sugar plants.

It is obvious that all these results agree very well with the assumption of a linkage causing the deviations in F_2. The figures also fit fairly well to the expectation by a gametic ratio of the F_1-generation of 15 : 1, which is the ratio calculated from the sum of the double segregating families of the F_3. This is shown by table 18.

TABLE 18. *Agreement between experimental results of F_3 of cross 1A and expectation by linkage 15 : 1.*

Phaenotypes of F_2-plants	Number of families of type									
	True-breeding		Segregating Tall-dwarf		Segregating Parchment-sugar		Double segregating		Double segregating with dwarf sugar in excess	
	Found	Expect.	Found	Expect.	Found	Expect.	Found	Expect.	Found	Expect.
Dwarf, sugar.....	4	4	—	—	—	—	—	—	—	—
Dwarf, parchm. ...	14	11,6	—	—	85	87,4	—	—	—	—
Tall, sugar.....	7	3,3	21	24,7	—	—	—	—	—	—
Tall, parchm.	0	0,2	14	8,6	6	8,6	63	65,5	0	0,4

Also some back-crosses between the F_1 of cross 1B and dwarfed sugar plants descending from cross 1A were performed in 1924. Although numerous cross pollinations were made as well in the combination $F_1 \times$ dwarf sugar as in the combination dwarf sugar $\times F_1$ only 79 seeds were obtained, 66 of which represented the first mentioned combination.

The results of the back-crosses were the following:

	Tall parchm.	Tall sugar	Dwarf parchm.	Dwarf sugar
$F_1 \times$ rec.	3	37	24	2
Rec. $\times F_1$	1	5	7	—
Total of back-cross	4	42	31	2
Exp. by gametic ratio 15 : 1	2,5	37	37	2,5

Thus the F_3-results as well as the results of the back-crosses indicate that linkage is the cause of the deviations in the segregation figures

of cross 1. This, together with the result of the crosses where the factors have entered into the hybrid in different combinations, makes it unquestionable that there is a linkage between the factors *Le* and *V*. The linkage must be considered as the cause of the deviations of the segregation figures in the crosses 1, 7, 11 and 12 and possibly also for those in cross 6.

Before going further it may be allowed again to point to the fact that in the discussion concerning the mono-factorial segregations it has been shown that the *Le* in all crosses must be the very same factor and that the same is true for the *V*-factor.

Since the identity of the factors segregating in different crosses and the existence of a linkage between the factors concerned scarcely can be doubted the differences in the degree of linkage must strike any reader of table 16 as rather great.

TABLE 19. *Certainty of differences between linkage values for Le and V.*

No. of cross	Parents	Gametic ratio ± *m*	D/m for gametic ratios of cross indicated at the left margin and cross No.			
			6 (1,3 ± 0,2)	7 (3,9 ± 1,2)	12 (5,0 ± 0,5)	11 (8,3 ± 1,3)
6	EsII × Ww	1,3 ± 0,2	—	—	—	—
7	EsII × Buxb	3,9 ± 1,2	2,2	—	—	—
12	St × Gd	5,0 ± 0,5	6,9	0,8	—	—
11	Bism × Gd	8,3 ± 1,3	5,3	2,5	2,4	—
1	Gj × Ww	13,3 ± 1,6	7,5	4,7	4,9	2,4

The certainty of the differences between the linkage values in the different crosses is shown by table 19. Mostly the certainty of a difference between two values will be considered as very good when the value of D/m_d exceeds 3,00. Using this measure we will find that the value 13,3 of cross 1 surely may be considered as different from the values derived from crosses 6, 7 and 12 and that the value 1,3 of cross 6 with the same degree of certainty is to be counted as different from those, derived from crosses 11 and 12. However, the indications of real differences go further than this. The probability that there really exists a difference between two values is by D/m = 2,2 and 2,4 71 : 1 and 121 : 1 respectively. Thus there is at least the probability 71 : 1 that all linkage values of the crosses considered are different, except the difference between crosses 7 and 12. Thus it

must be considered a proved fact that several different values for the linkage between *Le* and *V* exist.

The main discussion regarding the causes of the difference in linkage value may be postponed until the results of all the bi-factorial segregations are recorded, but the general character of the cause may already be considered now.

Cross 1 has been repeated several times (1917, 1918 and 1923). In spite of the great differences in the climatic and soil conditions under which the plants of different progenies of this cross have been grown, the linkage values agree astonishingly well with each other. On the other hand, cross 1C and the progenies of all the other crosses taken into consideration have been grown side by side on the same soil, sown on the same day and they have as far as possible been treated in the same way. Still, the differences occur between these progenies. All this points decidedly to the genotype of the parents as responsible for the differences, since the results of the repeated crossings between Gj and Ww indicate that the linkage value is little or not at all changed by the soil and weather conditions under which the different generations are grown.

The conception that the genotype of the parents is responsible for the differences between the linkage values is further strengthened when the parents and the linkage values of different crosses are studied. The most striking instance is that of the three crosses 1, 6 and 7. Gj × Ww gives the strong linkage of 13,3. The same Ww-line crossed with EsII gives none or a very weak linkage, and further the same EsII-line crossed with Buxb gives a linkage value of 3,9. The two crosses 11 and 12 show exactly the same features: the Gd-variety gives in the cross with Bism a much stronger linkage than in the cross with St. The crosses 11 and 12 are not, however, quite so convincing as the three other, because it was necessary to use more than one line of Gd for these crosses. The crosses between different Gd-lines and St and Bism respectively have, however, all given the same result. This makes the situation concerning the crosses 11 and 12 almost as evident as that of the three crosses just considered.

Further it may be pointed to the fact that the differences in the degree of linkage cannot be ascribed to the combinations in which the factors are introduced in the cross because the coupling crosses give the values 5 and 8,3 and the repulsion crosses 1,3, 3,9 and 13,3.

Since the appearance of different linkage values between the factors *Le* and *V* has been proved there is little doubt left concerning

the results of the segregations of *Le* and *P*. As is mentioned above, there are also indications of differences in the linkage value for these two factors, and the result of the *Le-V*-segregations makes it very probable that such differences really occur also in the *Le—P*-segregations.

4. *Le* CO-OPERATING WITH *Bta* AND *Btb*.

The figures for the simultaneous segregations of *Le* and the pod apex factors are given in table 20.

a. *Le — Bta*.

In crosses 7 and 12 the factors *Le* and *Bta* segregate together. The segregation figures indicate the existence of a weak linkage, both crosses giving the linkage value of about 2.

The interpretation of the results as due to linkage meets, however, with severe difficulties, because both segregations indicate coupling in spite of the fact that in cross 7 the factors have entered as DR × RD and in cross 12 as DD × RR. Moreover, the deviations in cross 7 may be mere chance variations, to judge from the statistical constants. Finally, the identity of the *Bta*-factors of Buxb and of St has not been proved. However, results to be reported in the following indicate that the two *Bta*-factors are identical and that there really exists a linkage between *Le* and *Bta*.

b. *Le — Btb*.

In two crosses the factors *Le* and *Btb* have segregated together, in both cases showing an undoubtedly independent inheritance. It should also be observed that one of the crosses, No. 1, is the one which has given the strongest linkage between *Le* and *V* and which therefore might be assumed to show the strongest linkage between any other factors belonging to the same linkage group.

c. *Le — Bta — Btb*.

In the one cross where the three factors here concerned segregate simultaneously the circumstances are of course somewhat complicated. The segregation figures deviate somewhat from the expectation, and although the deviations do not decidedly point towards linkage they may be interpreted as due to such a phenomenon. — Only the group of double recessives shows a decided positive deviation from the expec-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	Le bta	*le Bta*		*Le Bta*		*Le bta*		*le Bta*		*le bta*				*Bta*	*bta*			
7	EsII	Buxb	227	10,15	+ 2,18	1,76	— 3,00	2,54	— 1,11	1,55	+ 2,14	+ 0,70	2,98	1,7	2,2	2,0	0,4	33
	Le Bta	*le bta*																
12	St	Gd	1012	10,00	+ 4,00	2,06	— 4,77	2,34	— 3,35	1,60	+ 4,92	+ 0,70	6,04	1,9	1,9	1,9	0,16	34
	Le Btb	*le btb*		*Le Btb*		*Le btb*		*le Btb*		*le btb*				*Btb*	*btb*			
1c	Gj	Ww	786	9,22	+ 0,78	2,95	— 0,22	2,79	— 0,94	1,04	+ 0,29	+ 0,08	0,59	1,2	1,05	1,04	—	49
14	St	Ww	70	7,32	— 1,77	3,64	+ 0,86	4,35	+ 1,81	0,69	— 0,67	— 0,68	1,27	—	0,7	1,9	0,87	35
	Le bta Btb	*le Bta btb*		*Le* blunt		*Le* acute		*le* blunt		*le* acute								
6	EsII	Ww	493	26,36	— 0,45	20,51	— 0,32	5,71	+ 1,43	11,42	+ 2,42	+ 2,88	2,94	—	—	2,07	—	(35)
	Le A	*le a*		*Le A*		*Le a*		*le A*		*le a*								
1c	Gj	Ww	786	9,06	+ 0,21	3,11	+ 0,49	3,16	+ 0,72	0,67	— 2,39	— 0,23	1,74	—	—	—	—	—
	Le a	*le A*																
11	Bism	Gd	451	9,83	+ 2,22	2,42	— 1,97	2,74	— 0,88	1,01	+ 0,05	+ 0,21	1,28	—	—	—	—	—
12	St	Gd	1012	8,95	— 0,20	3,11	+ 0,56	3,06	+ 0,30	0,88	— 0,98	— 0,10	0,83	—	—	—	—	—
	Le R	*le r*		*Le R*		*Le r*		*le R*		*le r*								
1c	Gj	Ww	786	9,10	+ 3,53	3,07	+ 0,31	2,73	— 1,21	1,10	+ 0,72	+ 0,10	0,72	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	9,28	+ 0,78	2,43	— 2,03	3,41	+ 1,46	0,88	— 0,69	— 0,01	0,06	—	—	—	—	—
	Le r	*le R*																
12	St	Gd	1012	9,76	+ 3,04	2,29	— 3,60	3,02	+ 0,10	0,93	— 0,57	+ 0,14	1,28	—	—	—	—	—
	Le I	*le i*		*Le I*		*Le i*		*le I*		*le i*								
1	Gj	Ww	186	10,06	+ 1,32	3,10	+ 0,22	2,07	— 2,03	0,77	— 1,67	+ 0,08	0,34	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	9,25	+ 0,70	2,47	— 1,89	3,47	+ 1,67	0,81	— 1,09	— 0,70	0,43	—	—	—	—	—
	Le straight	*le* curved		*Le* straight		*Le* curved		*le* straight		*le* curved								
1	Gj	Ww	786	45,35	+ 0,34	3,34	+ 0,71	15,15	+ 0,16	0,16	— 2,97	— 0,68	2,63	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	45,17	+ 0,13	1,69	— 2,15	16,75	+ 1,43	0,39	— 1,70	— 0,17	0,63	—	—	—	—	—

TABLE 21. *Co-operation of pod-parchment factors and factors Bta, Btb, A, R, I, Cp.*

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	P Bta	*p bta*		*P Bta*		*P bta*		*p Bta*		*p bta*				*Bta*	*bta*			
4	Gj	EsII	323	10,26	+ 2,85	2,17	— 2,39	2,87	— 0,37	1,09	+ 0,42	+ 0,28	1,44	1,7	1,4	1,6	0,2	38
5	Gj	Bism	256	10,56	+ 3,15	1,44	— 4,00	1,62	— 3,53	2,38	+ 5,70	+ 1,42	5,99	3,5	2,7	3,8	0,7	21
7	Buxb	EsII	227	11,50	+ 4,74	1,62	— 3,33	1,20	— 4,35	1,68	+ 2,65	+ 1,09	5,45	5,5	1,3	3,4	0,7	23
8	EsI	Bism	340	11,52	+ 5,86	0,42	— 7,61	1,27	— 5,10	2,79	+ 8,52	+ 1,98	10,42	5,2	13,8	4,6	0,6	18
12	St	Gd	1012	9,67	+ 2,68	0,70	— 11,68	2,58	— 2,13	2,96	+ 16,07	+ 1,69	12,43	1,5	7,8	4,3	0,5	19
	V Bta	*v bta*		*V Bta*		*V bta*		*v Bta*		*v bta*								
7	Buxb	EsII	227	9,31	+ 0,59	2,35	— 1,57	3,65	+ 1,57	1,20	+ 0,78	+ 0,12	0,45	0,7	1,4	1,2	0,2	—
12	St	Gd	1012	10,81	+ 7,24	2,22	— 3,96	1,54	— 7,41	1,43	+ 3,52	+ 0,75	7,43	3,8	1,7	1,8	0,15	36
	V bta	*v Bta*		*V Bta*		*V bta*		*v Bta*		*v bta*								
5	Bism	Gj	256	9,12	+ 0,24	2,88	— 0,31	2,25	— 1,92	1,75	+ 3,10	+ 0,59	2,28	0,6	0,6	1,6	0,6	38
8	Bism	EsI	340	10,21	+ 2,81	2,02	— 2,89	2,59	— 1,21	1,18	+ 0,86	+ 0,43	2,35	0,6	0,7	1,6	0,5	38
	V btb	*v Bta*		*V Btb*		*V btb*		*v Bta*		*v bta*								
1	Ww	Gj	786	9,51	+ 1,80	2,50	— 2,24	2,79	— 0,94	1,20	+ 1,45	+ 0,28	2,11	—	—	1	—	—
	P Bta btb	*p bta Btb*		*P* blunt		*P* acute		*p* blunt		*p* acute								
6	Ww	EsII	492	26,48	— 0,38	20,25	— 0,55	5,58	— 1,58	11,69	+ 2,56	+ 3,06	2,19	—	—	1,94	—	—
13	Ww	Gd	701	26,75	— 0,22	17,25	— 3,30	5,30	— 2,25	15,70	+ 7,98	+ 4,99	5,48	—	—	2,45	—	—
	V Bta btb	*v bta Btb*		*V* blunt		*V* acute		*v* blunt		*v* acute								
6	Ww	EsII	492	24,07	— 2,14	20,16	— 0,62	8,07	+ 1,19	11,70	+ 2,57	+ 1,86	1,75	—	—	1,50	—	—
13	Ww	Gd	701	25,47	— 1,34	24,74	+ 3,29	5,57	— 1,90	8,22	— 0,93	+ 1,04	1,37	—	—	1,17	—	—
	P A	*p a*		*P A*		*P a*		*p A*		*p a*								
4	Gj	EsII	323	9,86	+ 1,95	2,28	— 2,07	3,27	+ 0,78	0,59	— 1,91	— 0,10	0,55	—	—	1	—	—
5	Gj	Bism	256	9,63	+ 1,27	2,56	— 1,13	3,18	+ 0,46	0,63	— 1,53	— 0,13	0,61	—	—	—	—	—
	P a	*p A*																
12	Gd	St	1012	7,86	— 4,56	2,74	— 1,32	4,20	+ 6,09	1,20	+ 1,84	— 0,13	0,94	—	—	—	—	—
	V a	*v A*		*V A*		*V a*		*v A*		*v a*								

	Pa	pA															
12	Gd	St	1012	7,86	— 4,56	2,74	— 1,32	4,20	+ 6,09	1,20	+ 1,64	— 0,13	0,94	—	—	—	—	—

	Va	vA		VA		Va		vA		va							
1	Ww	Gj	786	9,48	+ 1,70	2,79	— 0,94	2,73	— 1,21	1,00	± 0	+ 0,12	0,92	—	—	—	—	—
3	St	Gj	205	8,20	— 1,44	3,74	+ 1,70	3,59	+ 1,35	0,47	— 1,96	— 0,60	2,15	—	—	—	—	—
5	Bism	Gj	256	9,05	+ 0,10	2,32	— 1,74	3,75	+ 1,92	0,88	— 0,50	— 0,05	0,21	—	—	—	—	—
11	Bism	Gd	451	9,67	+ 1,79	2,49	— 1,73	2,88	— 0,41	0,96	— 0,22	— 0,13	0,78	—	—	—	—	—
12	St	Gd	1012	9,76	+ 3,04	3,36	+ 1,83	2,28	— 3,65	0,60	— 3,28	+ 0,11	1,07	—	—	—	—	—
13	Ww	Gd	701	9,85	+ 2,83	2,71	— 1,23	2,60	— 1,69	0,75	— 1,71	— 0,03	0,24	—	—	—	—	—
	Vr	vR		VR		Vr		vR		vr							
1c	Ww	Gj	786	9,03	+ 0,11	3,26	+ 1,17	2,79	— 0,94	0,72	— 2,03	— 0,15	1,16	—	—	—	—	—
3	St	Gj	205	9,24	+ 0,43	2,57	— 0,99	3,65	+ 1,49	0,54	— 1,70	— 0,27	1,10	—	—	—	—	—
	PVr	pvR		parchm. R		parchm. r		sugar R		sugar r							
6	Ww	EsII	493	28,82	+ 1,33	8,44	— 0,53	21,94	+ 0,69	4,80	— 2,44	— 0,75	0,93	—	—	—	—	—
12	St	Gd	1012	29,41	+ 2,53	6,40	— 3,89	21,79	+ 0,84	6,40	— 0,96	+ 0,77	1,35	—	—	—	—	—
13	Ww	Gd	701	28,12	+ 0,98	6,76	— 2,67	21,64	+ 0,56	7,48	+ 0,64	+ 0,73	0,75	—	—	—	—	—
	Vi	vI		VI		Vi		vI		vi							
1	Ww	Gj	186	9,03	+ 0,05	3,01	+ 0,02	3,10	+ 0,22	0,86	— 0,49	— 0,10	0,36	—	—	—	—	—
	PV	pvI		parchm. I		parchm. i		sugar I		sugar i							
6	Ww	EsII	493	29,34	+ 1,71	7,92	— 1,03	21,42	+ 0,31	5,32	— 1,86	— 0,17	0,21	—	—	—	—	—
13	Ww	Gd	156	25,5	— 0,62	10,0	+ 0,56	21,8	+ 0,33	6,7	— 0,19	— 1,2	0,71	—	—	—	—	—
	P curved	p straight		P straight		P curved		p straight		p curved							
6	Ww	EsII	493	45,02	+ 0,02	1,69	— 2,15	17,03	+ 1,66	0,26	— 2,07	— 0,30	1,11	—	—	—	—	—
	V curved	v straight		V straight		V curved		v straight		v curved							
1	Ww	Gj	786	46,90	+ 1,82	2,28	— 1,49	13,60	— 1,45	1,22	+ 0,77	+ 0,40	1,54	—	—	—	—	—
6	Ww	EsII	493	42,93	— 1,57	1,44	— 2,56	18,99	+ 3,27	0,78	— 0,62	+ 0,14	0,48	—	—	—	—	—

tation, but the negative deviation of the group of double dominants is somewhat less than that of the two middle groups. The deficiency in the double-dominant group is to be expected from the segregation figures for the two segregating characters and should have been considerably greater if the characters had been inherited independently. The calculation of a hypothetical linkage value by means of the coeff. of ass. also indicates that the factors considered must co-operate in one way or the other.

From the foregoing it is most probable that of the two *Bt*-factors *Bta* is linked with *Le*, and *Btb* is inherited independently of these factors. The assumption of a linkage between *Le* and *Bta* also in cross 6 does not, however, fit into the experimental results. The factors entered the cross as: *Le bta Btb* × *le Bta btb* and the segregation figures indicate a case of coupling. Coupling might occur if *Le* and *Btb* were linked — if *Le* and *Bta* were linked repulsion might be expected. If we take into consideration that the linkages in cross 6 generally are very weak it is most probable that the deviations of the F_2-segregation are caused by chance variation. Still it might be well to keep in mind that the segregation figures might be interpreted as the expression of a phenomenon parallel to that of cross 7, *viz.* the factors entering in repulsion-combination and the segregation indicating coupling.

5. *Le* CO-OPERATING WITH *A*, *R*, *I* AND *Cp*.

The results of the crosses in which *Le* segregates simultaneously with *A*, *R* and *I* respectively (table 20) all agree very well with the expectation by independent inheritance. None of the results obtained in these investigations indicates the existence of a linkage between any of these factors and therefore *Le*, with assurance, may be considered as independent of *A*, *R* and *I*. The deviations in *Le* and pod form segregation of cross 1 are rather great but they need not be caused by coupling. The fact that two *Cp*-factors segregate in this cross makes the interpretation still more difficult. Thus it will be best not to decide whether there is a linkage between *Le* and the pod form factors or not.

6. *P* AND *V* CO-OPERATING WITH *Bta* AND *Btb*.

The results of the segregations concerning *P*, *V*, *Bta* and *Btb* are given in tables 21 and 22.

Table 21 being the fundament of the other two will first be considered.

a. *P — Bta.*

The segregation figures of the five crosses in which *P* and *Bta* have been studied point so decidedly towards the existence of a linkage between these factors that there scarcely can be any doubt on this point. This is true in spite of the fact that in all crosses the factors enter as DD × RR. In the crosses 4, 5, 8 and 12 the deficiency in the *P-bta*-group is too great in comparison with the proportions of the other groups. This is probably due to the previously mentioned difficulties in the classification of the *P*- and *p*-types, which are especially conspicuous in the crosses where both *P* and *V* segregate. The linkage values calculated by the aid of the proportions within the *P*- and *p*-groups respectively also indicate that errors in the classification of the pod parchment character have brought about errors in the linkage values computed. Thus all the linkage values in reality must be greater than those computed by means of the coeff. of ass., and the values of crosses 8 and 12 must be evaluated more than the others.

b. *V — Bta.*

The segregations of *V* and *Bta* point towards similarly weak linkages as those found between *Le* and *Bta*. Also in this case there is reason to believe that the two factors really belong to the same linkage group. However, the conformity with the results concerning *Le* and *Bta* goes further than to the strength of the linkage. Indeed, they show the same puzzling feature as those, the segregating figures always indicating coupling independently of the combination in which the factors are introduced into the hybrid.

c. *V — Btb.*

Only in cross 1 does the *Btb*-factor segregate without being accompanied by the *Bta*-factor, and in this cross only *V* of the pod-parchment factors segregates. The deviations from the 9 : 3 : 3 : 1-ratio are admissible, and nothing in the investigatons to be reported below indicates that these factors should belong to the same linkage group. Therefore, it is most probable that *V* and *Btb* are inherited independently.

d. THE THREE- AND FOUR-FACTORIAL SEGREGATIONS.

The segregations dealing with more than two factors have been published in order to show that the difficulties in classifying the diffe-

rent pod parchment types are not responsible for the deviations indicating the existence of linkage between *Bta*, *V* and *P*. Since the first glance upon these segregation results will show that they really support the conclusions drawn from the bi-factorial segregations, it is not necessary especially to discuss them.

TABLE 22. *Linkage values of factors P, V and Bta.*

	Linkage value (coeff. of ass.) for combination			
	P Bta	*V Bta*	*PV Bta*	*PV Bta (Btb)*
4. Gj × EsII	*c* +1,6	—	—	—
5. Gj × Bism	*c* +3,8	*r* +1,6	*P Bta* : *c* *V Bta* : *r* (+0,720)	—
6. Ww × EsII	+1,94	+1,5	—	*P Bta* : *c* *V Bta* : *c* (+0,581)
7. Buxb × EsII	*c* +3,4	*c* +1,2	*P Bta* : *c* *V Bta* : *c* (+0,559)	—
12. St × Gd	*c* +4,3	*c* +1,8	*P Bta* : *c* *V Bta* : *c* (+0,937)	—
13. Ww × Gd	+2,45	—	—	*P Bta* : *c* *V Bta* : *c* (+0,521)
8. Bism × EsI	*c* +4,6	*r* +1,6	*P Bta* : *c* *V Bta* : *r* (+0,978)	—

Table 22 summarizes the results of table 21 concerning the cooperation of *P* and *V* with *Bta* and *Btb*. In this table the linkage values are checked up as they are found, and for segregations which do not allow the computing of the linkage values the coeff. of ass. is given within brackets. The way in which the factors are introduced into the cross is shown by the letter above the figures, DD × RR symbolized with c and DR × RD with r. The indication of the segregation figures as to coupling or repulsion is symbolized by + or — in front of the figures, + symbolizing coupling and — symbolizing repul-

sion. The two cases where the factors have been introduced as DR × RD but where the segregation figures indicate coupling are marked with heavy black lines.

TABLE 23. *Certainty of differences between linkage values for P and Bta.*

No. of cross	Parents	Gametic ratio ± m	Differences and D/m for gametic ratios of cross indicated at the left margin and cross No.			
			4 (1,6 ± 0,2)	5 (3,8 ± 0,7)	7 (3,4 ± 0,7)	8 (4,6 ± 0,6)
4	Gj × EsII.....	1,6 ± 0,2	—	—	—	—
5	Gj × Bism ...	3,8 ± 0,7	2,2 ± 3,0	—	—	—
7	Buxb × EsII	3,4 ± 0,7	1,8 ± 2,5	0,4 ± 0,4	—	—
8	EsI × Bism...	4,6 ± 0,6	3,0 ± 4,8	0,8 ± 0,9	1,2 ± 1,3	—
12	St × Gd	4,3 ± 0,5	2,7 ± 5,0	0,5 ± 0,6	0,9 ± 1,0	0,3 ± 0,4

TABLE 24. *Differences between linkage values for P and Bta from columns 15 and 16 of table 21.*

No. of cross	Parents	Highest gametic ratio found	Differences between highest gametic ratio of cross indicated at the left margin and the same value of cross No.			
			4 (1,7)	5 (3,5)	7 (5,5)	8 (13,8)
4	Gj × EsII.....	1,7	—	—	—	—
5	Gj × Bism ...	3,5	1,8	—	—	—
7	Buxb × EsII.	5,5	3,8	2,0	—	—
8	EsI × Bism...	13,8	12,1	10,3	8,3	—
12	St × Gd.....	7,8	6,1	4,3	2,3	6,0

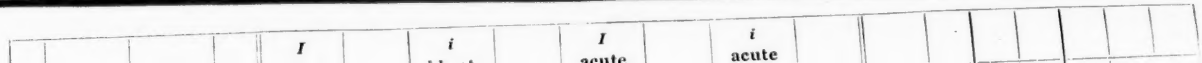
The table emphasizes the impression from table 21, namely that *P* and *Bta* are more or less strongly linked, that *V* and *Bta* show a weak linkage, and that *P* and *V* are inherited independently of *Btb*.

Table 23, made up after the same plan as table 19, gives the D/m values for the linkage values obtained from different segregations of *P* and *Bta*.

Table 23 shows that there is a statistical certainty for the differences between the values of crosses 4 and 5 and 4 and 12. The diffe-

TABLE 25. *Co-operation between Bta, Btb, A, R, I and pod form factors.*

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	Bta A	*bta a*		*Bta A*		*Bta a*		*bta A*		*bta a*								
4	Gj	EsII	323	9,32	+ 0,72	2,72	− 0,81	2,82	− 0,52	1,14	+ 0,65	+ 0,18	0,84	—	—	—	—	—
5	Gj	Bism	256	9,31	+ 0,63	2,69	− 0,79	3,50	+ 1,28	0,50	− 2,07	− 0,30	1,38	—	—	—	—	—
	Bta a	*bta A*																
12	St	Gd	1012	9,27	+ 1,08	3,08	+ 0,41	2,75	− 1,27	0,90	− 0,82	− 0,01	0,09	—	—	—	—	—
	Btb A	*btb b*		*Btb A*		*Btb a*		*btb A*		*btb a*								
1	Gj	Ww	786	9,45	+ 1,59	2,54	− 2,06	2,73	− 1,21	1,24	+ 1,74	+ 0,30	2,24	1,3	1,5	1,34	0,13	43
	bta Btb A	*Bta btb a*		*A* blunt		*a* blunt		*A* acute		*a* acute								
13	Gd	Ww	701	26,02	− 0,86	5,02	− 4,74	24,10	+ 2,73	8,86	+ 2,47	+ 1,71	2,24	—	—	1,50	—	40
	Bta r	*bta r*		*Bta R*		*Bta r*		*bta R*		*bta r*								
12	St	Gd	1012	9,78	+ 3,12	2,56	− 2,23	3,02	+ 0,10	0,64	− 2,95	− 0,09	0,86	—	—	—	—	—
	Btb R	*btb r*		*Btb R*		*Btb r*		*btb R*		*btb r*								
1	Gj	Ww	786	8,98	− 0,07	3,03	+ 0,13	2,85	− 0,67	1,14	+ 1,01	+ 0,10	0,71	—	—	—	—	—
	Bta btb R	*bta Btb r*		*R* blunt		*r* blunt		*R* acute		*r* acute								
6	Ww	EsII	492	26,74	− 0,19	5,32	− 3,57	24,02	+ 2,23	7,92	+ 1,02	+ 1,31	1,49	—	—	—	—	—
13	Ww	Gd	701	25,01	− 1,74	6,03	− 3,54	24,74	+ 3,29	8,22	+ 1,62	+ 0,88	1,15	—	—	—	—	—
	Btb I	*btb i*		*Btb I*		*Btb i*		*btb I*		*btb i*								
1	Gj	Ww	186	8,09	− 1,56	2,67	− 0,72	4,04	+ 2,27	1,20	+ 0,70	− 0,07	0,22	—	—	—	—	—



	Bta btb i	*bta Btb I*		*I* blunt		*i* blunt		*I* acute		*i* acute								
6	Ww	EsII	493	24,66	− 1,71	7,40	− 1,52	26,22	+ 3,85	5,72	− 1,42	− 0,83	0,95	—	—	—	—	—
13	Ww	Gd	153	22,60	− 1,80	6,70	− 1,28	24,70	+ 1,52	10,00	+ 1,86	+ 0,95	0,52	—	—	—	—	—
	Btb straight	*btb* curved		*Btb* straight		*Btb* curved		*btb* straight		*btb* curved								
1	Gj	Ww	786	47,06	+ 1,97	0,98	− 4,19	13,44	− 1,61	2,52	+ 5,35	+ 1,65	6,25	—	—	5,67	—	15
	A R	*a r*		*A R*		*A r*		*a R*		*a r*								
1	Gj	Ww	786	8,97	− 0,11	3,24	+ 1,08	2,85	− 0,67	0,94	− 0,43	− 0,05	0,36	—	—	—	—	—
3	Gj	St	205	9,30	+ 0,54	2,64	− 0,83	3,59	+ 1,35	0,47	− 1,96	− 0,32	1,32	—	—	—	—	—
12	Gd	St	1012	9,61	+ 2,44	2,38	− 3,15	3,18	+ 0,91	0,81	− 1,56	+ 0,01	0,09	—	—	—	—	—
13	Gd	Ww	701	9,84	+ 2,80	2,69	− 1,31	2,74	− 1,10	0,87	− 0,89	+ 0,07	0,53	—	—	—	—	—
	A straight	*a* straight		*A* straight		*A* curved		*a* straight		*a* curved								
1	Gj	Ww	786	46,09	+ 1,04	2,77	− 0,48	14,41	− 0,61	0,73	− 0,95	− 0,10	0,39	—	—	—	—	—
	R I	*r i*		*R I*		*R i*		*r I*		*r i*								
1	Gj	Ww	186	9,12	+ 0,21	2,92	− 0,17	3,01	+ 0,02	0,95	− 0,18	− 0,01	0,03	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	9,90	+ 2,52	2,79	− 0,74	2,82	− 0,64	0,42	− 3,33	− 0,18	1,31	—	—	—	—	—
13	Gd	Ww	153	8,68	− 0,50	3,45	+ 0,89	3,14	+ 0,28	0,73	− 0,86	− 0,28	0,89	—	—	—	—	—
	R straight	*r* straight		*R* straight		*R* curved		*r* straight		*r* curved								
1	Gj	Ww	786	44,38	− 0,59	2,93	− 0,15	16,12	+ 1,16	0,57	− 1,51	− 0,34	1,26	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	49,33	+ 3,29	1,43	− 2,58	12,59	− 1,97	0,65	− 0,98	+ 0,22	0,94	—	—	—	—	—
	I straight	*i* straight		*I* straight		*I* curved		*i* straight		*i* curved								
1	Gj	Ww	186	45,76	+ 0,35	2,75	− 0,27	15,14	+ 0,07	0,35	− 1,12	− 0,40	0,79	—	—	—	—	—
6	EsII	Ww	493	49,33	+ 3,29	1,56	− 2,36	12,59	− 1,97	0,52	− 1,34	+ 0,09	0,38	—	—	—	—	—

rences between these crosses are of a special interest because it must be considered as certain that the *Bta*-factors causing the segregations in them are identical. Table 24, further, shows that the differences in linkage value in reality ought to have been greater than those of table 23, if the latter values had not been lowered by the errors in classification. Thus, the co-operation of *P* and *Bta* furnishes another instance of values of linkage between the same two factors changing with the genotype of the parents used for the cross. Moreover, it is easily seen from table 22 that in the case where *P* and *V* both segregate simultaneously with *Bta* the linkage values of *V-Bta* run parallel with those of *P-Bta*, although they are always much lower than these. This also supports the assumption of a linkage between *V* and *Bta*.

7. *P* AND *V* CO-OPERATING WITH *A*, *R*, *I* AND *Cp*.

The results concerning the co-operation of *P* and *V* with *A*, *R*, *I* and *Cp* are given in table 20.

There is in no cross any real indication of linkage between the factors in question and they may therefore be considered to be inherited independently.

8. CO-OPERATION OF *Bta*, *Btb*, *A*, *R*, *I* AND *Cp*.

In table 25 are given the results concerning the co-operation in all the possible combinations of the factors *Bta*, *Btb*, *A*, *R*, *I* and *Cp*. Of these segregations only three need further consideration, namely the *A*—*Btb* segregations of the crosses Gj × Ww and Gd × Ww, and the *Btb*—pod form segregation of the cross Gj × Ww.

The two crosses first mentioned both indicate coupling between *A* and *Btb*, but the material must be considered insufficient to allow the assumption of linkage between these factors.

The segregation figures for *Btb* and pod form of cross 1 indicate the occurrence of a rather strong linkage between the factors concerned. Since this result agrees with the one obtained by WELLENSIEK (1925, W 164 a) there is a probability for the existence of linkage also in this material. WELLENSIEK found a linkage value of 4, which differs somewhat from the one calculated for cross 1 above. Since the standard error for the value computed here (from a three-factorial cross) is unknown but rather great, there is no statistical proof of the difference between the two values.

9. PROBABILITY OF A LINKAGE BETWEEN *P* AND *V*.

The segregation figures for the crosses in which *P* and *V* segregate coincidentally are given in table 10. Because no definite conclusion could be drawn from these figures the discussion regarding the possibility of a linkage between these factors was postponed. Since now several cases have been recorded where *P* and *V* are linked with other factors the question may be taken up again.

P is undoubtedly linked with *Le* in cross 12 and most probably in crosses 2 and 7 too. *P* is also linked with *Bta* in crosses 4, 5, 7, 8 and 12, and *Bta* is shown to be linked with *Le* in cross 12. Further, *V* is undoubtedly linked with *Le* in crosses 1, 7, 11 and 12, and it is probable that it is linked with *Bta* in crosses 5, 8 and 12. All these facts show that *P* and *V* must belong to the same linkage group. The results of crosses 7 and 12 in which both factors in question segregate and show linkages with *Le* and *Bta* indicate that this conclusion cannot be doubted because of any possibility of different factors giving the same phaenotypes in different crosses.

Because of the linkage values for different combinations of factors the order of the factors of this linkage group must be supposed to be *Bta—P—Le—V* or *P—Bta—Le—V*. (The evidence for this assumption is given in the next chapter.) In one of the crosses where *P* and *V* segregate together the linkage within the group is very strong. Thus *P* and *V*, in the cases investigated, must be considered to be placed rather far apart, and only a very weak linkage may be expected between these factors in the crosses where they can be studied together. When the uncertainty of the classification of the different sugar-types is taken into account and the existence of a linkage therefore is judged by means of the segregation in parchmented and sugar types the figures of table 10 only in one case, cross 7, give a distinct indication towards a linkage between *P* and *V*. In cross 7 the parchment—sugar segregation as well as the figures for the four phaenotypes of the bi-factorial segregation indicate the existence of a linkage between *P* and *V*, the latter figures giving the linkage value of 2,7, which agrees fairly well with the parchment—sugar segregation of the cross.

This may be sufficient to show that *P* and *V* really belong to the same linkage group, and the details concerning the linkage between these factors may be better discussed in connection with the results of the different crosses, studied in the next chapter.

VI. THE RESULTS OF THE DIFFERENT CROSSES AND THE LINKAGE GROUPS OF THE FACTORS STUDIED.

As is mentioned before, the main scope of this report is to point out the widely varying linkage values between the same factors found in the investigations. Therefore the results concerning each pair of factors have been published together. This way of publishing does not, however, give a good survey of the behaviour of all the factors studied and of their co-operation. In order to make possible such a more general survey a short account of the main results of each single cross will be given in this chapter, and the linkage groups will be discussed.

Because the terminology of the *Drosophila*-workers consists of well defined terms, known to all geneticists, it will be used in this chapter although the discussion concerning the fitting of the results here recorded to the conceptions of the mechanism of heredity upon which they are founded must follow in a later chapter.

In the factorial formulas given below generally only the segregating factors will be mentioned except in those cases where a character is determined by more than one factor. In these cases also the other factor, determining the same character, will be given within brackets.

1. CROSS 1. Gj × Ww.

The segregations of the factors *Le* and *V* were studied on 15067 individuals descending from cross-pollinations made at different times. F_3 and back crosses were studied. The behaviour of the other segregating factors was studied on 768 individuals. The seeds of the last mentioned F_2 gave a germination percentage of 98,5.

P_1 Gj	*Le*	(*P*)*v*	(*Bla*)*Btb*	*A*	*R*	*I*	straight pod
P_2 Ww	*le*	(*P*)*V*	(*Bla*)*btb*	*a*	*r*	*i*	straight pod?
Number of recessives pro 4 (16)	0,96	0,93	1,00	0,95	1,05	0,97	0,88 (pro 16)
D/m	0,67	1,18	0,00	0,81	0,81	0,25	0,86

The segregation figures for *Le* and *V* from all the plants investigated upon these characters were $Le : le = 2{,}982 : 1{,}018$ with $D/m = 1{,}29$, and $V : v = 3{,}128 : 0{,}878$, $D/m = 8{,}71$.

None of the mono-factorial segregations of the 896 individuals grown 1926 deviate so much as to need a special consideration. The pod-parchment segregation of the total of this cross shows a D/m-

value great enough to indicate that it is due to another cause than chance variation. Differences in the viability have been shown to be the cause of this deviation, the seeds carrying the *v*-factor showing a lower germination percentage than those carrying the *V*-factor.

Two linkage groups are represented in this cross, *viz.* by the linkages *Le* — *V* and *Btb* — a pod form factor. The linkage between *Le* and *V* gives, on the average, the gametic ratio of 13,3 : 1 with a standard error of the ratio of ± 1,6. This value corresponds to a cross-over value of 6,3 %.

As is mentioned above this cross has been repeated at four different times and under different growing conditions. The four crossing experiments studied have, of course, given somewhat different linkage values — from 15 to 12 when only the values computed by means of the coeff. of ass. are considered and from 19,9 to 12,6 if the values calculated by other ways are taken into account. The differences between these values are probably caused by chance variations, since the D/m-value for the greatest difference mentioned is at the highest ± 1,04. The results of the F_3-generation as well as those of the few back crosses agree very well with the assumption of a rather high linkage as the cause of the deviations in the bi-factorial segregation.

The second linkage case in this cross is not so conspicuous, because the heredity of the pod form character is not known with certainty, although it is most probable that there are two factors responsible for the segregation in this character. Uncertainty concerning this linkage is, further, caused by the fact that the presumably linked factors have only been studied in coupling crosses.

The calculated linkage value of *Btb*—pod form factor is 5,7, corresponding to a cross-over value of 15. Because this value has been computed from a three-factorial segregation under the assumption that only one of the pod form factors is linked with *Btb* no standard error can be calculated, and the uncertainty of the value must be considered as rather great.

2. CROSS 2. Gj × Gd.

Unfortunately only 30 plants could be investigated in 1926 when there was a possibility to investigate the segregation both of the *Le*-factor and of the *P*- and *Bta*-factors. This makes this cross rather worthless for investigating the linkage between the factors. For the investiga-

tions concerning the identity of the *Le*-factor also the material from 1925, 175 individuals, could be used.

P_1 Gj	*Le*	*P* (*v*)	*Bta* (*Btb*)
P_2 Gd	*le*	*p* (*v*)	*bta* (*Btb*)
Number of recessives pro 4	0,54	0,89	—
D/m	1,44	0,91	—

Although the segregation figures show rather great deviations there is no necessity to call upon anything but chance variation for explaining them. Because all plants were sugar peas the difficulties in assorting the individuals after the form of the pod apex were so great that the segregation of this character was not investigated.

Owing to the small number of individuals, the linkage value of this cross is of very little value, still it may be pointed to the fact that the segregation figures indicate the existence of a linkage between *Le* and *P*, giving the gametic ratio of about 4 (co = 20 %).

3. CROSS 3. Gj × St.

205 individuals were studied. The germination of the F_2-generation was very good, showing the percentage of 95,6.

P_1 Gj	(*P*)*v*	*A*	*R*
P_2 St	(*P*)*V*	*a*	*r*
Number of recessives pro 4	1,05	1,01	0,78
D/m	0,41	0,08	1,82

The segregation of the *A*-factor is noticeable because of the excess of recessives, since it has been shown that the *A*-seeds in general germinate far better than the *a*-seeds. The excess, however, is statistically insignificant. The deficiency in the number of *r*-plants is to be considered a normal feature of the segregation of the cotyledone type character, since it has been shown that the *r*-plants generally are inferior to the *R*-plants in viability.

No certain case of linkage has been found in this cross. Still, the segregation of the factors *V* and *A* indicates the existence of a weak linkage between these factors, giving the linkage value of about 2. However, the deviation of the number of the double recessives is not great enough to exceed twice its standard error, and therefore the deviation from the ideal figures might well be caused by mere chance variation. Since in no other case, out of six investigated, there are found indications of a linkage between these factors, they must be assumed to be inherited independently also in this cross.

4. CROSS 4. Gj × EsII.

In this cross 323 individuals were investigated upon all the segregating characters. The seeds sown gave a germination percentage of 93,2.

P_1 Gj	*P* (*v*)	*Bta* (*Btb*)	*A*
P_2 EsII	*p* (*v*)	*bta* (*Btb*)	*a*
Number of recessives pro 4	0,72	0,99	0,97
D/m	2,88	0,10	0,31

The deficiency of the *p*-type is probably due to greater lethality among the *pv*-seeds than among the *Pv*-seeds, although it has not been possible, with the material at hand, to show that there exists a general difference in viability between the seeds of the different sugar types. — The deficiencies in the numbers of recessives of the other two characters are so small that they need no further consideration.

The factors *P* and *Bta* are shown to belong to the same linkage group by the results of other crosses. The D/m-values of the four phaenotypes of the segregation (from the ideal figures) are in this cross + 2,85, — 2,39, — 0,57 and + 0,42, and the linkage value, calculated by the aid of the coeff. of ass., is $1{,}6 \pm 0{,}2$ (co = 38). Because it must be considered as very probable that the factors in question belong to the same linkage group the figures of this cross must be understood as the result of a weak linkage between *P* and *Bta*, in spite of the fact that they themselves are too little significant to allow such a conclusion. Calculations of the linkage value by other ways than the one mentioned indicate that errors in the classification have caused no noticeable errors in the linkage value given above (highest value obtained = 1,7).

There is in this cross no indication of a linkage between the *A*-factor and any of the other factors.

5. CROSS 5. Gj × Bism.

256 individuals were investigated. The germination percentage was 93,9.

P_1 Gj	*P*	*v*	*Bta*(*Btb*)	*A*
P_2 Bism	*p*	*V*	*bta*(*Btb*)	*a*
Number of recessives pro 4	0,95	1,16	1,00	0,80
D/m	0,46	1,48	0,00	1,75

The deficiencies in the figures of the recessives of the pod-parchment character are probably due partly to errors in the classification. Still, they are not great enough to be considered as caused by anything but chance variation. The deficiency of the *a*-type is shown to be due to differences in the germination power of the segregating types.

As is mentioned before, the factors *P*, *Bta* and *V* probably belong to the same linkage group, and there is in this cross no indication of *A* belonging to that group. The linkage between *P* and *Bta* is ascertained by several crosses, and there can scarcely be any doubt as to its existence. In this cross the gametic ratio for these two factors is $3{,}8 : 1$ (co = 21 %). The linkage between *V* and *Bta* is less certain than that between *P* and *Bta*, owing to the smallness of the linkage values found and because the factors in two crosses have given figures indicating coupling in spite of the fact that they have entered the cross as DR × RD. Still, other things point towards the existence of such a linkage. The factors *Le* and *V* are in other crosses beyond doubt linked, and there is little doubt concerning the existence of the linkage between *Le* and *Bta* and other results indicate that the linkage is in some way disturbed, but they do not indicate that the factors are inherited independently. Therefore the conclusion must be that there is probably a linkage between *V* and *Bta* but its existence is not fully proved.

If the factors *P*, *Bta* and *V* really belong to the same linkage group some connection between *P* and *V* may also be expected. From table 10 is to be seen that the difficulties for the classification of the different sugar types have been rather great. The segregation in parchmented and sugar types in this cross ($8{,}75 : 7{,}25$) gives some indication of the expected repulsion between the factors, although the deviation is statistically quite admissible.

From causes mentioned above the linkage value calculated by means of the proportions of the different sugar types is rather worthless, still, it may be mentioned that such a computation gives the value of $1{,}2 \pm 0{,}2$, corresponding to a cross-over of 45 %.

If the linkage-values between the three factors are used without considering the certainty of the figures the factors should be arranged within the group in this manner:

P —— *Bta* —— *V*

co = 21 co = 38

co = 45

A study of the three-factorial segregation-figures will give further evidence for the existence of the linkage group assumed above. The high cross-over values of *P—Bta* and *Bta—V* make it necessary that double cross-overs occur between *P* and *V*. Therefore the occurrence of such double cross-overs will be investigated.

The factors entered the cross as *P Bta v* × *p bta V*. The total of the cross-over values between *p* and *V* is 21 + 38 = 59.

Still, there is some indication of a linkage between *P* and *V*, and that might be brought about only by means of double crossing over. Moreover, the gametes *P bta v* and *p Bta V* can appear only if double crossing over takes place between *P* and *V*. Of course, it must be kept in mind that *V* may be inherited independently of the other two factors. Using the gametic ratio calculated for *P—Bta* (co = 21 %) we will have the following gametic series if only these factors are considered:

79/2 % *P Bta* : 21/2 % *P bta* : 21/2 % *p Bta* : 79/2 % *p bta*.

If, further, *V* is not linked with the other two factors, 50 % of each of the gametic types mentioned above will carry *V*, and 50 % will carry *v*. This will give the following approximated percentages of the 8 possible types of gametes:

P Bta V	*P Bta v*	*P bta V*	*P bta v*	*p Bta V*	*p Bta v*	*p bta V*	*p bta v*
20	20	5	5	5	5	20	20

The two phaenotypes *P*-semi-parchm. acute (*P bta v*) and *V*-semi-parchm. blunt (*p Bta V*) represent the gametes which can be found only if double cross-over occurs. Therefore they may be used for the test of the assumptions. By the aid of the gametic ratios just given the percentages of the two phaenotypes mentioned may be calculated from the checker-board scheme on page 104. Such a calculation gives the percentages $6{,}75$ for *p Bta V* and $2{,}75 \pm 0{,}93$ for *P bta v*. The percentages of the phaenotypes found are $6{,}63$ and $5{,}86$ respectively. These figures might be interpreted as the result of independent inheritance between *P—Bta* and *V* as well as the result of a high percentage of double cross-over within a linked group *P—Bta—V*.

If, however, no double crossing over occurred the gametes *p Bta V* and *P bta v* would not exist. Thereby all the individuals represented in the vertical columns 4 and 5 and in the horizontal columns 4 and 5 of the checker-board scheme could never be formed. It is then easily to be seen that also the numbers of the phaenotypes carrying these

characters must decrease. Thus, no individuals carrying the character *P bta v* would occur in the segregation, and by the aid of the linkage values for *P—Bta* and *Bta—V* it may be calculated that about 2 % of all the individuals would be of the type *p Bta V*. Since it is immediately obvious that these values do not at all fit to those found (6,63 and 5,86) it is also obvious that if *P*, *Bta* and *V* belong to the same linkage group a high percentage of double cross-overs must occur between *P* and *V*.

6. CROSS 6. EsII × Ww.

493 individuals were investigated. The germination percentage of the F_2-seeds was 86,1. The low germination percentage of the F_2-seeds is shown to be connected with the *a*-factor, carried by all the plants of this cross.

P_1 EsII	*Le*	*p*	*v*	*bta*	*Btb*	*R*	*I*	straight pod
P_2 Ww.....	*le*	*P*	*V*	*Bta*	*btb*	*r*	*i*	straight pod?
Number of recessives pro 4 (16)	1,07	1,08	1,24	7,98		0,83	0,82	0,52
D/m	0,88	1,02	3,09	2,80		2,18	2,31	2,76

Further it may be mentioned that the ratio of parchmented: sugar was 9,31 : 6,69, ± 0,87.

Generally the segregation figures of this cross do not fit very well to the expectation. The most troubling case is that of the *V*-factor, D/m for this factor being 3,09. The excess of the recessives of this factor must be due to errors in the classification, in spite of the fact that the *pV*-type, in general, is easily dinstinguished from the *pv*-type. The parchment—sugar segregation also points decidedly towards a nearly normal 9 : 7-segregation.

The segregation in the form of the pod-apex has been discussed before and with the result that the rather heavy deviation must be due to difficulties in the assorting of the phaenotypes, which difficulties may be increased in this cross because both factors, responsible for the character, partake in the segregation.

The deficiencies in the numbers of recessives of the *R*- and *I*-characters are probably due to differences in the viability of the seeds carrying the factors. Due to the uncertainty regarding the genetics of the pod form character it is not certain, although most probable, that errors in the classification have caused the deviation in the segregation of this character.

Owing to the results of the other crosses a linkage may be expected between the factors *P*, *Bta*, *Le* and *V*. Only the linkage values of the combinations *P*—*Le* and *Le*—*V* may directly be calculated from bi-factorial segregations in this cross. *P*—*Le* gives the linkage value of one, indicating that these factors are inherited independently in this cross. *Le*—*V* gives the value of $1{,}3 \pm 0{,}2$ (co = 44 %). The last mentioned value might, however, be somewhat higher than 1,3, which has been calculated by the aid of the coeff. of ass., the value computed from the proportions within the deficient *V*-group being 1,6 (co = 38 %). It may again be pointed out that if the factors here considered had not in several other crosses been found to be linked with each other, it would have been taken for granted that in this cross they were inherited independently.

The linkages *Bta*—*Le*, *P*—*Bta* and *Bta*—*V* must be computed from three-factorial segregations, and they are therefore rather uncertain. They are: *P*—*Bta* = 1,9 (co = 34), *Bta*—*Le* = 2,1 (co = 32) and *Bta*—*V* = 1,5 (co = 40). In spite of their uncertainty these values may serve to indicate the same phenomenon as the values for *P*—*Le*—*V*, *viz.* that all linkages generally occurring within the group here in question in this cross are very weak or even no more to be found.

We might in this cross expect a linkage between the factors for pod-apex and for pod-form because of the results of crosses 1 and 14. This linkage can, however, only be studied in a four-factorial segregation and even if it is possible to compute the linkage value when only two of the four factors are assumed to be linked that value would be of little use. Still, it may be mentioned that the coeff. of ass. is $= + 0{,}406$, indicating an association between these characters.

The segregations in which the factors *R* and *I* partake do not show any indication of linkage.

7. CROSS 7. EsII × Buxb.

227 individuals were investigated in this cross. The F_2-seeds germinated up to 91,7 %.

P_1 EsII	*Le*	*p*	*v*	*bta* (*Btb*)
P_2 Buxb	*le*	*P*	*V*	*Bta*(*Btb*)
Number of recessives pro 4	1,01	0,72	1,15	0,83
D/m	0,11	2,43	1,31	1,48

Also in this cross the errors in the classification of the different sugar-types are noticeable in the segregation figures of *P* and *V*. The

segregation in parchmented and sugar-types in this case cannot be used for showing that it really is errors in the classification that cause the deviations in the mono-factorial segregations. Still, it is most probable that this is the case and that the parchment—sugar segregation in fact is a bi-factorial one.

All the segregations of this cross in which the factors *P*, *Le*, *Bta* and *V* partake indicate the existence of a linkage group comprising these factors. The linkage values calculated by the aid of the coeff. of ass. are the following:

Factors	*P*—*Bta*	*Bta*—*Le*	*Le*—*V*	*P*—*Le*	*P*—*V*	*Bta*—*V*
Linkage value ..	3,4	2,0	3,9	1,8	2,7	1,2
± m	0,7	0,4	1,2	0,4	0,5	0,2
Cross-over % ...	23	33	21	36	27	46

The linkage between *P* and *Bta* is unquestionable both because of its occurrence in other crosses and because of the distribution of the different types in the bi-factorial segregation. It is probable that the linkage value is somewhat higher than that indicated in the list because a computation of the value by the aid of the *Bta*-individuals gives a value of 5,5. However, only little weight can be laid upon the last mentioned value because the largest value is shown by the increased *Bta*-group and not by the losing *bta*-group. This seems to indicate that errors in the classification have not caused the differences between the differently calculated linkage values. If the factors *p* and *bta* synthesized lethality in the seeds carrying them the group of double recessives would show too low figures. Thereby the linkage value would be diminuished within the group of *bta*-plants, and also the composite value would be too low. Since such synthetical lethality for these factors is not proved to exist the composite value may be used with the reservation that the real value may be somewhat higher.

The linkage between *Le* and *V* is unquestionable, and the values computed within the *V*- and *v*-groups respectively do not indicate that errors in the classification have lowered it to any noticeable extent. The linkage between *P* and *Le* seems to be rather certain in spite of its rather low value. The highest linkage value computed from the *P*- and *p*-groups respectively is that of the *p*-group = 1,9. This cannot be considered as indicating any decrease in the composite value because of errors in the assorting.

In this cross the only case occurs in which there is an obvious

indication of a linkage between *P* and *V*. The distribution of all the pod-parchment phaenotypes gives the gametic ratio of 2,7 : 1. The proportions of parchmented and sugar plants were 10,28 : 5,72, and these agree rather well with a linkage of about the size indicated by the ratio mentioned.

The linkage between *Bta* and *V* is rather uncertain both because the value is so low as 1,2 and because of the distribution of the segregating types in the bi-factorial segregation, which does not unquestionably indicate the existence of a linkage. Whether these factors are inherited independently or weakly linked cannot be decided. Still, this does not necessarily mean that they cannot belong to the same linkage group.

The distribution of the types in the bi-factorial segregation in which *Bta* and *Le* partake offers some difficulties for the interpretation. The factors entered the cross as DR × RD, but yet the F_2 figures give the distribution to be expected by coupling with the gametic ratio of $2{,}0 \pm 0{,}4$. Because the same factors most probably are linked with *P* and because the result of cross 12 indicates the existence of a linkage between them, the figures of cross 7 should probably be interpreted as indicating the existence of a linkage between *Bta* and *Le*. If that really is so, we should have a case of reversion of the type of linkage. Such cases might also be expected to occur under certain circumstances if the theory of the mechanism of heredity founded upon the *Drosophila*-results comes true. However, in the case now discussed the figures are so uncertain that they do not allow any conclusions and further investigations are desirable.

From the facts mentioned above it may be concluded that it is most probable that the factors discussed belong to the same linkage group, although the results of this cross do not unquestionably show this. Owing to the rather small number of individuals most of the linkage values are rather uncertain. Further, the arrangement of the factors within the group meets with some difficulties. Therefore the material must be considered as insufficient for the construction of a map over the group.

8. CROSS 8. EsI × Bism.

340 individuals were investigated. The germination of the F_2-seeds amounted to 74,2 %. The low germination percentage is probably due to the influence of the *a*-factor.

P_1 EsI	*P*	*v*	*Bta (Btb)*
P_2 Bism	*p*	*V*	*bta (Btb)*
Number of recessives pro 4	1,01	0,94	0,80
D/m	0,11	0,64	2,13

The ratio of parchmented : sugar plants was $9{,}60 : 6{,}40 \pm 1{,}40$. The segregation figures of the factors *P* and *V* need no further consideration since they fit very well to the expectation. The deficiency of the recessives of the *Bta*-factor is probably, to some degree, due to errors in the classification.

P and *Bta* show an unquestionable linkage with the gametic ratio of 4,6 (co = 18). The linkage value probably ought to be considerably higher because the values computed from the distribution within the *Bta*- and *bta*-types give the values of 5,5 and 13,8, respectively, indicating that errors in the classification have effectually lowered the value calculated by the aid of the coeff. of ass.

The figures of the *V*—*Bta*-segregation indicate the existence of a linkage between these factors. However, in this case the nature of the association may be questioned, because the factors entered the cross as DR × RD, the F_2-segregation still indicating coupling. This is a case of the same nature as that of the linkage between *Le* and *Bta* in cross 7, and no further conclusion can be drawn from the facts known than that there probably exists some kind of association in the inheritance of the two factors.

The pod-parchment segregation indicates the existence of a weak linkage between the factors *P* and *V*, but also in this case the segregation points towards coupling in spite of the fact that the factors have been brought into the cross as DR × RD. The deviations, from 9 : 3 : 3 : 1, however, are small and statistically admissible, and therefore no conclusions can be drawn from the behaviour of these factors.

Although the result from other crosses than this one indicates that the three factors belong to the same linkage group it is in this case impossible to construct a map of the group because of the behaviour of the factors *V*—*Bta* and *P*—*V*.

9. CROSS 10. Bism × Buxb.

142 F_2-individuals were investigated, and the F_2-seeds germinated to 90 %.

P_1 Bism	*Le*	*p(V)*	*bta (Btb)*
P_2 Bism	*le*	*P(V)*	*Bta(Btb)*
Number of recessives pro 4	1,15	0,87	—
D/m	1,03	0,90	—

It was considered impossible with any certainty to classify the plants after their pod apex form, and therefore no such classification was made.

Owing to the results of the other crosses a linkage between *Le* and *P* might have been expected. The segregation figures, however, do not indicate the existence of such a linkage. Still, the number of F_2-plants is so small that a weak linkage might exist in spite of the fact that the figures — probably due to chance variation — do not show any.

10. CROSS 11. Bism × Gd.

451 plants were investigated in F_2. The F_2-seeds germinated to 96,8 %.

P_1 Bism	*Le*	*(p) V*	*a*
P_2 Gd	*le*	*(p) v*	*A*
Number of recessives pro 4	0,92	0,96	0,81
D/m	1,00	0,49	1,71

The segregations of the factors *Le* and *V* in this cross agree very well with the expectation, and the deficiency in the number of whites is as usual explained by the differences in viability between the seeds carrying the *A*- and the *a*-factor respectively.

Le and *V* show in this cross a rather strong linkage, the coeff. of ass. giving the value of $8{,}3 \pm 1{,}3$ (co = 11). The calculation of the linkage values from the distribution within the *V*- and *v*-groups gives the values 9,3 and 7,1 respectively. These differences might best be interpreted as due to chance variation because the figures of the monofactorial segregations do not indicate the occurrence of noticeable errors in the assorting and because the value of the losing *v*-group is lower than that of the *V*-group.

There is no indication of a linkage between *A* and any of the other two factors.

11. CROSS 12. St × Gd.

1012 F_2-plants were investigated. The germination of the F_2-seeds amounted to 95,6 %.

P_1 St	*Le*	*p*	*V*	*Bta* (*Btb*)	*A*	*R*
P_2 Gd	*le*	*p*	*v*	*bta* (*Btb*)	*a*	*r*
Number of recessives pro 4	0,98	1,33	0,78	0,92	1,00	0,80
D/m	0,36	6,06	3,80	1,38	0,00	3,94

The segregation figures of *P* and *V* deviate rather much from the expected numbers, and the deviations are probably mostly due to errors in the classification. This is also indicated by the result of the parchment—sugar segregation, $8{,}96 : 7{,}04 \pm 0{,}16$. The deficiency in *r*-plants must be due to a greater lethality among these than among the *R*-plants, because the F_2-seeds of the two types gave the ratio $3{,}06 : 0{,}94 \pm 0{,}05$, and because it is shown before that the germination of the two types of seeds was equally good.

In this cross the indications towards the existence of a linkage group comprising the factors *P*, *Bta*, *Le* and *V* are very strong, and in no case are found any indications towards a linkage between any of these factors and *A* and *R* respectively.

The following linkage values were obtained:

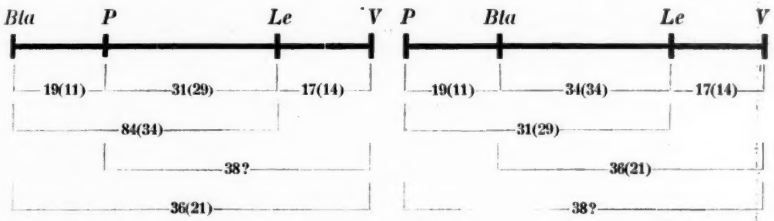
Factors	*P Bta*	*Bta Le*	*Le V*	*P Le*	*Bta V*
Linkage value from coeff. of ass.	4,3	1,9	5,0	2,3	1,8
± m	0,5	0,2	0,5	0,2	0,2
Cross over-% for value given above	19	34	17	31	36
Highest linkage value calculated	7,8	1,9	6,0	2,4	3,8
Cross over-% for highest linkage value	11	34	14	29	21

The linkage values of this cross are, in general, well established, and they gain in weight by the rather great number of individuals investigated. The linkages *Bta—Le* and *Bta—V* might be questioned on account of the results concerning these factors in other crosses, but all the other cases are less plain than those of this cross. Under such circumstances it must be considered as most probable that the results of cross 12 give better indications regarding the real state than the others, and therefore the existence of a linkage group comprising the factors *P*, *Bta*, *Le* and *V* will be assumed with the reservation that its existence is probable, although not proved. The segregation figures of *P* and *V* may also be interpreted as indicating a weak linkage between these factors.

It should be observed that the list of the linkage values indicates that in most cases they ought to be somewhat higher than those obtained by the aid of the coeff. of ass.

In this cross the figures may be considered as sufficiently reliable to allow at least a discussion of the arrangement of the factors within the group. The cross-over values allow two different combinations of the factors within the group, may the values obtained by the coeff. of ass. or the highest calculated values be used. In both cases there is some uncertainty as to the place of the factors *Bta* and *P*. The material at hand does not give any possibility to decide which of the schemes is the best one, and therefore the question of the place of *P* and *Bta* must be left undecided.

The linkage group thus may be constructed in agreement with any of these schemes (figures in brackets = highest calculated values):



This cross also gives a possibility to investigate the occurrence of double crossing over between the factors segregating. This will best be studied in the two three-point cases offered by the cross, *viz.* the occurrence of double cross-over between *V* and *Bta* or *P* and between *Le* and *Bta* or *P* (both the alternatives indicated for each three-point case must be investigated because of the uncertainty concerning the place of the factors *P* and *Bta*).

The factors have entered the cross in the combinations *P—Bta—Le—V* × *p—bta—Le—v*. Thus double cross-overs are required for the occurrence of the following gametes:

$$\frac{P\ bta\ Le}{p\ Bta\ le} \text{ or } \frac{Bta\ p\ Le}{bta\ P\ le} \text{ and } \frac{P\ le\ V}{p\ Le\ v} \text{ or } \frac{Bta\ le\ V}{bta\ Le\ v}$$

The existence of linkage between the factors must be considered being so certain that independent inheritance may be left out of the question. Thus, if double cross-over did not occur the gametes men-

tioned above would fail to appear, and the columns of the checker-board scheme (Fig. 11) indicated by them would also be empty of individuals. It is easily to be seen from the scheme that if those gametes are not formed, all individuals of the phaenotype in each case representing gametes of the type recessive-dominant-recessive will not

% gametes →				$\frac{x}{2}$			$\frac{x}{2}$		$\frac{a}{2}$
	Constitution of gametes → ↓	*ABC*	*ABc*	*AbC*	*Abc*	*aBC*	*aBc*	*abC*	*abc*
	ABC	—	—	—	—	—	—	—	—
	ABc	—	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{x}{2}$	*AbC*	—	—	—	—	—	—	—	—
	Abc	—	—	—	—	—	—	—	—
	aBC	—	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{x}{2}$	*aBc*	—	—	—	—	—	$\frac{x^2}{4}$	—	$\frac{a}{2} \cdot \frac{x}{2}$
	abC	—	—	—	—	—	—	—	—
$\frac{a}{2}$	*abc*	—	—	—	—	—	$\frac{a}{2} \cdot \frac{x}{2}$	—	$\frac{a^2}{4}$

Fig. 11. Scheme showing the result of a three-point segregation $ABC \times abc$. Gametes produced by double cross-over marked with heavy lines.

be found in the F_2. All the different possible types of phaenotypes are, however, represented in the segregation. This is sufficient to show that double crossing over really takes place in the parts of the linkage group where they should be expected.

Although the figures must be very uncertain, the percentages of double crossing over may be computed from the segregation figures of

the cross. If the percentage of gametes with three dominant factors and that of those with three recessive factors in a three-point case is assumed to be $\frac{a}{2}$ each, and the percentages of gametes carrying the two factorial combinations occurring only by double crossing over is called $\frac{x}{2}$ it may be seen from the checker-board scheme that the percentage (n) of individuals of the type rec.-dom.-rec. is: $n = \frac{\left(\frac{x}{2}\right)^2 + 2 \cdot \frac{a}{2} \cdot \frac{x}{2}}{100}$.

The value of a may be roughly calculated from the number of individuals pro 10000, carrying the three recessive characters. That number being $= \frac{a^2}{4}$, when a is expressed in percent we get

$$a = \sqrt{4 \times (\text{the number of triple recessives pro } 1000)}.$$

The material and the results of the calculations are given in table 26.

TABLE 26. *Percentages of double cross overs in the linkage group P-Bta-Le-V. Cross 12.*

Assumed order of factors	*P Bta Le V*		*Bta P Le V*	
Gametes only occurring by double cross-over	*p Bta le*	*bta Le v*	*bta P le*	*p Le v*
% of phaenotypes of constitution given above	6,2	1,8	3,0	1,1
% of triple recessives	7,8	6,6	7,8	7,3
% of double cross-overs	19	5	10	4

As is mentioned above the percentages of the double cross-overs computed in the way described are very uncertain, and they have been computed only in order to obtain some indications as to their size. As a fundament for a discussion of the order of the factors they are worthless.

12. CROSS 13. Ww × Gd.

701 individuals were investigated in F_2. The germination percentage of the F_2-seeds amounted to 95,5 %.

P_1 Ww	*P*	*V*	*Bta btb*	*a*	*r*	*i*
P_2 Gd	*p*	*v*	*bta Btb*	*A*	*R*	*I*
Number of recessives pro 4 (16)	1,31	0,87	8,25	0,88	0,89	1,01
D/m	4,74	1,96	4,17	1,85	1,69	0,29

The ratio of the segregation in parchmented : sugar-plants was 8,27 : 7,28 ± 0,93.

Beyond the factors dealt with above two new factors for internode length segregate in this cross. They have been called *Cry*$_1$ and *Cry*$_2$, and they both repress the growth of the internodes, the double recessives having internodes somewhat longer than those of their parents. The difference in internode length is most noticeable in the very young plants.

The deviations of the figures of *P* and *V* are probably due to errors in the classification, because the parchment-sugar segregation gives fairly good figures. Errors in the assorting are probably the cause also of the deviation in the segregation of the pod-apex character. The deficiencies in the numbers of recessives of *A* and *R*, on the other hand, are surely caused by differences in the viability of the seeds carrying different factors.

The factors *P*, *V* and *Bta* belong to the same linkage group, and therefore a linkage between them may be expected also in this cross. The linkage values can, however, only be computed from three-factorial segregations because the *Bta*- and *Btb*-types cannot be distinguished from each other and because both these factors segregate in the cross. Then, of course, they must be calculated under the assumption that only *Bta* is linked with *P* or *V*. The gametic ratios found are *P*—*Bta* = 2,5 and *V*—*Bta* = 1,2. It is obvious that the relation between these linkage values agrees rather well with those found in other crosses.

The distribution of the different pod-parchment types indicates the existence of a very weak coupling between *P* and *V*, but the parchment—sugar-segregation indicates a case of repulsion. These facts probably indicate that in this cross *P* and *V* inherit independently. No indications of *A*, *R* or *I* belonging to the linkage group mentioned are found in the segregation results.

Owing to the uncertainty of the linkage values, there is no use of further discussion of the linkage results of this cross.

13. CROSS 14. St × Ww.

70 F_2-plants were investigated. The germination of the F_2-seeds was 86,4 %.

P_1 St	*Le*	(*Bta*) *Btb*	straight pod
P_2 Ww	*le*	(*Bta*) *btb*	straight pod?
Number of recessives pro 4	1,26	1,08	1,3
D/m	1,24	0,33	0,65

The segregation figures need no discussion, since they agree fairly well with the expectation.

The bi-factorial segregations indicate the existence of a linkage between *Btb* and the pod form factors. If only one of these factors is assumed to be linked with *Btb* the gametic ratio would be about 4 : 1. The occurrence of this linkage agrees with the result of cross 1, but in the last mentioned cross the linkage value found was 6,1. The difference is statistically insignificant because of the uncertainty of any values calculated from three-factorial segregations and also owing to the small number of plants in cross 14.

14. SUMMARY OF THE RESULTS OF THE LINKAGE INVESTIGATIONS.

Two linkage groups are found in the material studied. One of these comprises only the factors for pod form and *Btb*, and the existence of this linkage, although made probable, cannot be considered as definitely proved. It will not be further considered here. The other linkage group, comprising the factors *P—Bta—Le—V*, on the contrary, must be considered as rather well established even if its existence is not definitely proven. The results within this group will be summarized below.

Owing to difficulties caused by chance variations as well as by errors in the classification and similar disturbances it has been impossible definitely to decide upon the order of the factors within the group. The factors *P, Le* and *V* are undoubtedly arranged in the order mentioned, but whether *Bta* ought to be placed between *P* and *Le* or on the other side of *P* is undecided. Both alternatives offer the same difficulties, and the order *Bta—P—Le—V* has been chosen to be used in the schemes given below.

Table 27 gives the cross-over values computed by the aid of the coeff. of ass. The values are here taken without any consideration of their certainty, because no other way would as obviously give a general survey of the results. The combinations of factors as well as the crosses have been arranged after their average strength of linkage. In the place of some values a ? has been printed. These represent the cases where the F_2-segregation has given a distribution of the types not fitting to the combinations in which the factors have entered the cross. Further some exceptionally questionable values are followed by a ?.

The table has further been made upon the assumption that all

equally named factors are identical, which assumption is rather well founded in the previous chapters.

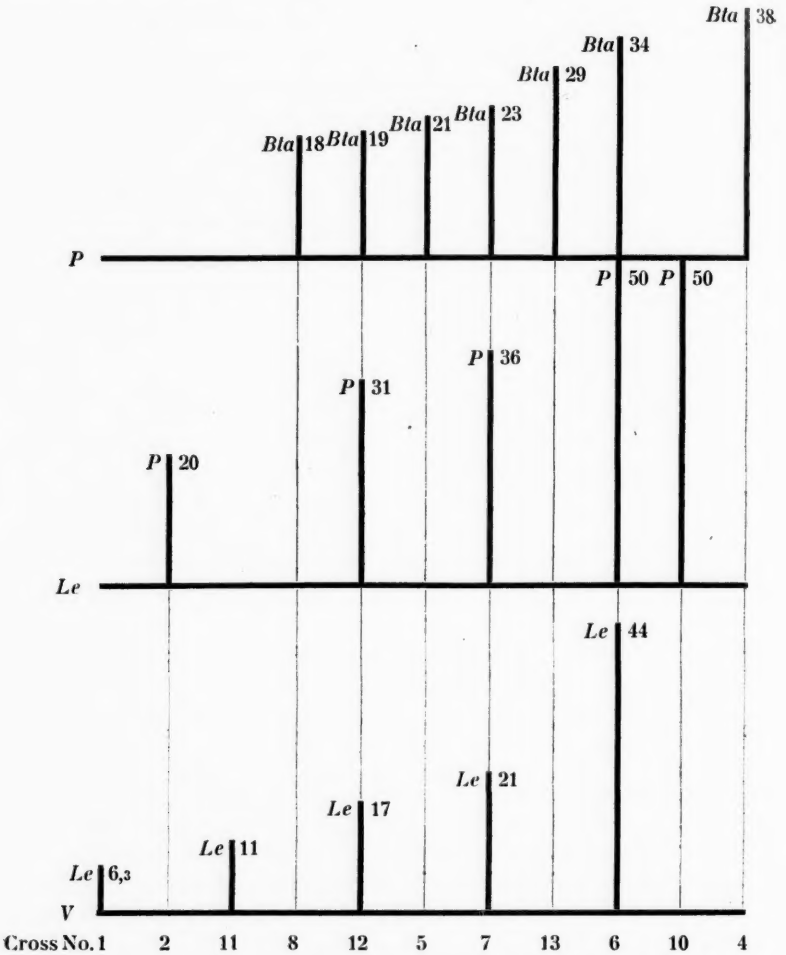


Fig. 12. Scheme showing cross-over values between next-neighbour factors in different crosses. Length of heavy vertical lines and figures at their tops corresponding to linkage values found.

Fig. 12 gives a still more summarized account of the results, taking into account only the cross-over values for factors placed as next

neighbours to each other. In most crosses only some of the factors of the group segregate. Therefore it has not been possible to make up the maps for the group from different crosses in the usual way, by direct addition of the distances representing the cross-over values. Thus each factor is represented by a horizontal line and the length of the vertical lines represent the cross-over value between this factor and the one represented by the next horizontal line.

TABLE 27. *Cross-over values within the linkage group Bta—P—Le—V. (Cross-over values calculated by the aid of the coeff. of ass.)*

No. of cross	Cross-over values for factors					
	V—Le	*P—Bta*	*Bta—Le*	*P—Le*	*Bta—V*	*P—V*
1	6,3	—	—	—	—	—
2	—	—	—	20	—	—
11	11	—	—	—	—	—
8	—	18	—	—	?	?
12	17	19	34	31	36	50?
5	—	21	—	—	38	45?
7	21	23	?	36	46	27?
13	—	29	—	—	46	50?
6	44	34	32	50	40	?
10	—	—	—	50?	—	—
4	—	38	—	—	—	—

The most conspicuous result to be seen from table 27 and fig. 12 are the differences in linkage values of the same two factors. This is especially the case for the combinations which sometimes show rather low cross-over values, *viz. V—Le* and *P—Bta.* Further, there is an unquestionable tendency to parallelism between the linkage values for different factors in the same cross. That is: when in a cross one combination of factors shows a strong linkage the other combinations are in general also comparatively strongly linked and when one linkage is weak also the other combinations show low linkage values. This is especially striking in crosses 12, 7 and 6. The significance of this fact will be discussed later.

One more remarkable feature of the cross-over values listed in the tables is their partiality for values between 35 and 40. This is especially striking in the cases where the distance between the factors concerned is to be considered so great that practically independent

inheritance might be expected. Such cases are provided by the linkage between *V* and *Bta* in the crosse 6, 5 and 12. The difference between these values and 50 are, of course, seldom statistically certain. Still, they may have some significance because of their frequency.

VII. LINKAGE AND LINKAGE GROUPS IN PISUM.

1. CASES OF CHANGING LINKAGE VALUES FOUND BY OTHER INVESTIGATORS.

In general, the weight of experimental results to a high degree depends upon the question whether they may be considered representing common phenomena or special cases which seldom occur. Therefore it is important to investigate how far the results recorded above fit into our knowledge of heredity in *Pisum*. The main result of these investigations being the assignation of changes in the value of the linkage between the same two factors makes it convenient first to consider the occurrence of differences in linkage values found by other authors.

As mentioned above MENDEL reports to have found independent inheritance of the characters stature of plant and pod parchment. Since the difference parchmented-sugar pod now is known to be due to two factors it is impossible to know which of these factors segregated in MENDEL's crosses. Still both the pod parchment factors are linked with the factor for stature and thus MENDEL's statement may be considered as demonstrating a case of independent inheritance between two factors here shown to be linked. Too much weight cannot, however, be laid upon MENDEL's investigation upon this point since he does not communicate any figures concerning the coincident segregation of the characters in question.

HAMMARLUND (1923, W 60) has published a preliminary report of a case of widely different linkage values between the factors *A* and *Gp* (flower colour and green or yellow pods). When this report was printed the identity of the factors was not definitely proved, but he has now a definite report in the press (1927), and Mr. HAMMARLUND has kindly given me an opportunity to read the manuscript. This makes it possible to take up the matter here. HAMMARLUND crossed a purple flowering, green podded line of the same variety which in this report has been named Gj with a white flowering, yellow-podded line of another variety. The F_2-progenies from different F_1-plants gave very different results, some showing independent inheritance of

the factors in question and others showing a very strong linkage (gametic ratio 59 : 1) between them. By crossing members of linkage families with such of the families giving independent inheritance it has been possible for him to prove that the factors within the whole material really are identical. Thus, HAMMARLUND's case now must be considered as one demonstrating the two extremes of possible differences in linkage value of the factors *A* and *Gp*, *viz.* the free combination of the characters and a very strong linkage between them. HAMMARLUND has further by crosses between F_1-plants, known to show linkage, and several purple-flowered, green-podded lines shown that none of the last mentioned lines caused linkage between the factors. These lines all belonged to other varieties than Gj.

SVERDRUP (1927) has reported some cases where differences are found between the linkage values in crosses of different types and in the male and female gametes. The crosses included the factors *K* (normal wings as opposed to keeled ones) together with *W* (one of the factors determining the bloom of the leaves) and *B* (flower colour) together with *St* (normal stipules).

Unfortunately, the differences although rather great are not in all the reported cases of sufficient size in relation to their standard errors to allow certain conclusions. Still most differences in linkage values may be considered as indicating the existence of real differences.

The differences between the values derived from the two reverse types of crosses may be explained in the same manner as the cases recorded in this paper, *i. e.* as due to the genotype of the parents. Miss SVERDRUP has namely in a letter friendly communicated that un-related parent-lines had been used for the reverse crosses showing the greatest differences in linkage values.

Concerning the differences in linkage in the male and female gametes it may be pointed to the fact that these differences might be caused by certation (HERIBERT-NILSSON, 1920), although it is not very probable that the differences in rate of pollen tube growth should appear arranged just in the symmetrical manner, typical for the linkage phenomenon.

Anyhow, although these cases seem to indicate the existence of differences in the linkage values, they need further investigation before they can be considered as with certainty showing this phenomenon.

WELLENSIEK (1925, W 164 a) obtained results showing that the factors P_1 (pod colour), *Cp* (pod form) and *V* (pod parchment) in one cross were linked and in another were inherited independently. Both

crosses have one parent line in common. The other two parent lines — those with coloured pods — were crossed and their F_2 has been studied. Among 231 plants there occurred 228 with coloured pods and 3 with uncoloured ones. This might indicate that the pod colour of the lines crossed is due to different factors. However, it seems more probable that the three plants classified as green ones in reality carry the factor P_1 since not too seldom modified plants with uncoloured pods occur in the pure lines. Had there, on the other hand, appeared a real 15 : 1-segregation 15 green and yellow podded plants would have been expected instead of the three found. Thus it must be considered as probable that the P_1-factors of the parent lines are identical. Both the parent lines, just discussed, also carry the factors *V* and *Cp*. Although the segregation in these factors was not investigated it may be assumed that they are identical in both lines, because if they were not, there would have appeared about 15 recessive plants in F_2, and because it is very little probable that 15 sugar-podded plants or 15 plants with curved pods should have been overlooked when the pods in fact were handled in classifying them upon their colour. Thus there is a probability also for the identity of the factors *V* and *Cp* in the crosses where they segregate. Although the matter cannot be considered as closed it must be thought probable that WELLENSIEK really has found a case of differences in the linkage value between the same factors. His result also agrees with those recorded above by showing that if the linkage between two of the factors in the group is weakened, then the linkage between the other factors of the group is also weakened.

The factors *V* and *Cp* have also been investigated in these researches (table 21, pages 80—81) giving results which cannot be considered as pointing towards linkage. Still we do not know whether the *Cp* investigated by WELLENSIEK is identical with any of the factors responsible for the pod form segregations here reported, because WELLENSIEK has used a variety with strongly curved pods and since the difference between these pods and blunt ones may be caused by a factor different from those responsible for the result concerning the character recorded in this paper.

KAPPERT (1925, W 80 a) found a linkage between *R* (cotyledone form) and *Bt* (pod apex). Although the *R*-factor as well as both the factors for pod apex have been investigated in the researches here reported, there was in no case the slightest indication of a linkage between these factors. Concerning the matter it may further be mentio-

ned that KAPPERT's cross was made between a variety named *Pisum Thebaicum* and the well known garden variety Wunder von Amerika (= American wonder). The last mentioned variety is by KAPPERT described as acute podded, but this does not agree with the characteristics of the very numerous samples of real Wunder von Amerika, which the present writer has had to investigate at the Vegetable experimental Station at Alnarp. The true Wunder von Amerika has not acute but blunt pods. Since the seed merchants not seldom mistake the variety Witham wonder for American wonder it is possible that KAPPERT in reality has worked with the first mentioned variety. If that be so there is at least some probability that his *Bt* is identical with the *Btb* considered in these investigaions. Concerning the identity of the *R*-factor in different crosses there is very little doubt, because it has partaken in numerous investigations, and because there is never found any indication that there may be two factors determining the marrow-fat character of the seeds. Since there is some probability that the factors *R* and *Bt* in KAPPERT's case are identical with *R* and *Btb* (or possibly *Bta*) of this paper there is also some probability that these results furnish another case of changing linkage values.

Among the other linkages in *Pisum* there are not with any certainty to be found differences in the linkage values. This statement, however, loses somewhat in weight because most linkages found are secured by means of only one or two different crosses. From the discussion to follow in the next part of this chapter is to be seen that 25 bifactorial combinations may with some degree of certainty be considered as representing linkage between their factors. Within 11 of these combinations probable changes in the linkage values are found, and in six cases the differences are certain. To put the same facts in another way it may be said that 9 groups of linked factors may be considered as known in *Pisum*, and in 3 of them changing linkage values are secured. The differences in linkage values found in most cases are rather great and generally they include values giving segregations not to be distinguished from those to be expected by independent inheritance.

Thus, when all the experience from the linkage investigations in *Pisum* is brought together it shows that the linkages between two factors may show very different values owing to the genotype of the parents of the cross and that this occurs far from seldom.

2. LINKAGE GROUPS IN PISUM.

a. SOME REMARKS CONCERNING THE USE OF LINKAGE CASES FOR BUILDING OF GROUPS.

WELLENSIEK, in his monograph, has made an attempt to fix up the presumable linkage groups in *Pisum*. Since then some more linkage cases have been found, and also the frequent occurrence of changing linkage values throws some more light upon the whole question of linkage in *Pisum*. The building of linkage groups may also be looked upon from points of view somewhat different from those of WELLENSIEK. Therefore here may be made another attempt to find out how far our recent knowledge of linkage in *Pisum* allows a placing of the known factors in linkage groups.

Before entering upon the attempt to build up the linkage groups some general remarks must be made concerning the rules to be followed in bringing together the factors. Then, in general, it may be stated that more or less doubtful cases cannot be used, because the use of such cases in building the groups will easily result in too many factors being brought together into one group. On the other hand, the available material, being collected by different investigators, does not make it possible to follow the most rigorous way in dealing with the results from the experiments. Thus in the following those results will be used where all the evidence brought forth makes it really probable that there is a linkage between the factors investigated. In order to explain the ways after which the linkage cases in the following are selected it must be pointed to the fact that we can use for linkage groups only such factors which may be considered as so well known that their identity in different crosses is probable even if it is not always proved. Thus linkages in which factors acting as multiples or complements of other factors are involved cannot be used for the groups, unless the circumstances allow us to distinguish which of the similarly acting factors we are dealing with in different crosses.

Several factors in *Pisum* have always been found to affect more than one phaenotypical character. In these cases it may be questioned if the effect upon different characters is to be considered as pleiotropic effects of one factor or as the effects of a series of absolutely linked factors. The experimental results will be exactly the same as long as the linkage is not broken. Therefore only one single symbol for the factor or factors causing such complex effects will be used here in accor-

dance with the agreement between the TEDINS and WELLENSIEK (1926) concerning the symbolizing of certain factors in *Pisum*.

Messrs. TEDIN have now a paper ready for printing in which they record the results of numerous investigations concerning linkage and independent inheritance in *Pisum*. They have kindly communicated their main results to me in order to make it possible to take also these results into account by the general survey of the linkage groups in *Pisum*. It may also be stated that Messrs. TEDIN and the present writer having very thoroughly discussed the matter are of the same opinion concerning the judging of linkage matters, and only such cases are taken into account here where Messrs. TEDIN consider the linkage as very probable. Therefore it may be allowed to use their results here without any discussion of the special cases.

b. THE LINKAGES IN PISUM HITHERTO REPORTED.

Below is given a list (table 28) of the linkages in *Pisum* including those listed by WELLENSIEK in his monograph, and those reported by KAPPERT (1925), PELLEW and SVERDRUP (1925), SVERDRUP (1927), the TEDINS and the present author. The linkages which after the discussion below may be considered as certain and fit for use by building linkage groups are printed with heavy letters. Linkages which in themselves are uncertain owing to the smallness of the deviations but which are assumed to exist because both the factors involved are linked to one or two other factors belonging to one probable linkage group are put within brackets.

It may be seen from the list that although rather numerous linkages are reported in *Pisum* more than half their number must be excluded by building linkage groups.

First, most of the linkage cases where the old factors *Bt* and *Cp* partake are useless, since it has been shown that the phaenotypical effect ascribed to these factors may be caused by different co-operating factors.

Further, there is a group of factors controlling different quantitative characters, *viz.* *If*, *Lf*, *Sn* and *Yr*, which are useless merely because of the fact that they are all known to co-operate with their multiples and to be phaenotypically indistinguishable from these. There is, however, a difference between these factors and those mentioned above. The former group may rather easily be made useful by conducting experiments in order to control the identity of the factors

TABLE 28. *Hitherto reported linkage cases in Pisum.*

Factors	Cross-over value	Investigators
P_1—St	5,2	SVERDRUP
P_1—B	29	»
B—St	22—29	»
B—Mp	34	TEDIN
M—Mp	25	»
(P_1—V)	?	WELLENSIEK
(B—V)	44	»
V—Le	6,6—44	RASMUSSON, HAMMARLUND (not published)
V—Bta	36—38	»
(V—P)	38—50	»
Le—Bta	33—34	»
Le—P	(20)—50	»
Bta—P	18—38	»
A—Gp	1,7—50	HAMMARLUND
Gp—I	5,5	SVERDRUP
(B—Bl)	45	WELLENSIEK
Tl—R	1,6	VILMORIN and BATESON, SVERDRUP
Bt—R	33	KAPPERT
B—Cp	40	WELLENSIEK
P_1—Cp	29—50	»
V—Cp	33—50	»
Gp—Cp	33	»
Gp—N	50	»
Bl—Cp	20	»
P—N	45	»
B—N	—	»
V—N	?	»
Cp—N	29	»
Cp—Blb	13	RASMUSSON
Ar—Oh	7	TEDIN
Fl—Pl	4,9	»
G—O	7	WHITE
W—K	8—13	PELLEW and SVERDRUP, SVERDRUP
W—S	11	VILMORIN and BATESON
A—If (Lf)	12,5	TSCHERMAK, HOSHINO, LOCK, KAPPERT
A—Yr	20	BROTHERTON
Tl—Pl	?	WELLENSIEK
R—Pl	?	»
If—Sn	—	»

partaking in the investigations of different investigators. Concerning the latter group of factors, there is, on the contrary, little hope that

they will ever be put into linkage groups. That is so, because not only one or two multiples but numerous factors may be supposed to have influence upon the phaenotypical characters controlled by them. Most of these factors have been found by means of investigations of F_2-generations only, and it may be expected that in the future more factors of the same type will be assumed on the same evidence. Since in such cases the F_2-generation does not generally give sufficient elucidation to allow the formulating of distinct factors and far less for assumptions of linkages some remarks concerning these matters may not be out of place here, in spite of the fact that discussions to the same end as this have been published by several writers on genetics. JOHANNSEN, in his »Elemente», points to the impossibility of using the form of the variation curve as an indicator of the causes for the variation. Among the younger geneticists O. TEDIN (1925) has very thoroughly discussed the matter of the connection between the number of co-operating multiple factors and the variation in F_2 when quantitative characters are concerned. He then arrived at the conclusion that it is impossible to judge the number of factors involved in the segregation of a quantitative character by the aid of the F_2-curve. Later he has made some calculations in order to demonstrate which F_2 curves may be expected under certain conditions. Since Mr. TEDIN does not intend to publish the results of these calculations himself he has kindly given the present author permission to use the part of the material which is of special interest for the cases here in question. Therefore some of the curves computed by Mr. TEDIN will be published and briefly discussed below in order further to emphasize our points of view upon quantitative factors founded upon the evidence of F_2-segregations.

By computing curves as those in question the number of factors and the effect of each factor may, of course, be chosen at will. In the following the number of factors is varied but all factors are always assumed to have exactly the same effect and to co-operate by adding their effects to each other. The heterozygotes are assumed to represent the average value between those of the dominant and recessive of the same factors. Further, two different cases of variation may be considered: *i. e.* the coefficient of variation or the standard deviation may be assumed to be equal for each biotype obtained by the segregation.

The curves are computed in the following way: in each case the number of factors segregating and the effect of each factor are assu-

TABLE 29. *The distribution of indivi* and F_2

Factors	M	v	σ	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	115	120
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	11	21	24	21	11	5	1	—	—
P_1 *a*	80	10	—	—	—	—	—	0	0,2	1,2	4,5	11,4	20,5	24,3	20,5	11,4	4,5	1,	—	—
A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_2 *A*	160	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	0,6
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F_2	120	10	—	—	—	—	—	—	—	0,3	1,1	2,9	5,1	6,1	5,2	3,2	2,1	2,	7,7	8,5
	—	—	—	—	—	—	16	68	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_1 *ab* ...	50	5	—	—	—	0,1	15,8	68,2	15,8	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	24	43	24	5	—	—
P_2 *AB* ...	90	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,0	0,3	4,6	23,9	42,5	23,9	4,	—	—
	—	—	—	—	—	—	1	4	6	16	13	21	14	13	7	3	2	—	—	—
F_2	70	5	—	—	—	0,0	1,0	4,4	5,9	15,6	13,1	20,7	14,2	12,5	7,4	3,4	1,5	0,	—	—
	—	—	—	—	—	—	1	2	4	6	8	10	12	13	12	10	8	6	1	—
P_1 *a*	80	—	16	0,1	0,3	0,6	1,2	2,2	3,7	5,9	8,0	10,2	11,7	12,3	11,7	10,2	8,0	5,	1,2	0,
C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_2 *A*	160	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	0,
	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	3	3	4	4	4	4	4	6	7
F_2	120	—	16	—	—	0,1	0,3	0,5	0,9	1,5	2,0	2,6	3,1	3,5	3,5	3,6	3,8	4,	6,2	6,
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	11	21	24	21	11	5	1	—	—
P_1 *ab*.....	80	—	8	—	—	—	—	—	0,2	1,2	4,5	11,4	20,5	24,3	20,5	11,4	4,5	1,	—	—
D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_2 *AB* ...	160	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	2	4	5	7	9	10
F_2	120	—	8	—	—	—	—	—	—	0,1	0,3	0,7	1,4	1,8	2,4	3,7	5,4	6,	8,8	9
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	11	21	24	21	11	5	1	—	—
P_1 *abcd*	80	10	—	—	—	—	—	—	0,2	1,2	4,5	11,4	20,5	24,3	20,5	11,4	4,5	1,	—	—
E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P_2 *ABCD*	160	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	0
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	5	7	11	11
F_2	120	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	0,4	0,9	1,8	3,1	4,7	6,	10,6	10

med to be known. Thereby are given the number of different biotypes obtained in the segregation, the representation of each biotype and the average value of each biotype. Further may be assumed that the members of each biotype are more or less modified by differences in environmental conditions. This causes a chance variation within each biotype, and when the characteristics of this variation are assumed to be known the expected distribution of the individuals of each biotype

of indivi *and F_2 of some hypothetical crosses.*

95	10	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165	170	175	180	185	190	195	200	205	210
5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,5	1,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	2	4	6	8	10	12	13	12	10	8	6	4	2	1	—	—	—
—	—	0,3	0,6	1,2	2,2	3,7	5,9	8,0	10,0	11,7	12,7	11,7	10,0	8,0	5,9	3,7	2,2	1,2	0,6	0,3	0,1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2,1	2,	7,7	8,5	7,9	6,3	4,8	3,6	3	2,9	3,1	3,2	2,9	2,5	2,0	1,5	0,9	0,5	0,3	0,1	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23,9	4,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1,5	0,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8,0	5,	1,2	0,6	0,3	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	2	4	6	8	10	12	13	12	10	8	6	4	2	1	—	—	—
—	—	0,3	0,6	1,2	2,2	3,7	5,9	8,0	10,2	11,7	12,7	11,7	10,2	8,0	5,9	3,7	2,2	1,2	0,6	0,3	0,1
4	4	6	7	6	6	5	4	4	4	4	4	3	3	2	2	1	—	—	—	—	—
3,8	4,	6,2	6,6	6,2	5,6	4,9	4,4	3,8	3,6	3,5	3,5	3,1	2,6	2,0	1,5	0,9	0,5	0,3	0,1	—	—
5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,5	1,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1	5	11	21	24	21	11	5	1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,2	1,2	4,5	11,4	20,5	24,3	20,5	11,4	4,5	1,2	0,2	—	—	—	—	—
5	7	9	10	9	7	7	7	6	4	3	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
5,4	6,	8,8	9,8	8,8	7,2	6,8	6,6	5,5	3,6	2,5	1,8	1,3	0,7	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,5	1,	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	2	4	6	8	10	12	13	12	10	8	6	4	2	1	—	—	—
—	—	0,3	0,6	1,2	2,2	3,7	5,9	8,0	10,2	11,7	12,7	11,7	10,2	8,0	5,9	3,7	2,2	1,2	0,6	0,3	0,1
5	7	11	11	10	9	7	6	4	3	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,7	6,	10,6	10,6	10,0	8,6	7,2	5,5	4,1	2,9	1,9	1,2	0,8	0,6	0,2	—	—	—	—	—	—	—

is computed by the aid of SHEPPARD'S tables. The proportions of individuals of different values of each biotype are thereafter used for computing the proportions of individuals of different values in the whole F_2 (the proportions of the different biotypes within the F_2 being known).

In table 29 are given the distributions of the individuals of the parent lines and the F_2-generations of some hypothetical crosses and

TABLE 30. *Linkages and independent inheritance in Pisum.*

\+ = Linkage between the factors may be considered as certain.

(+) = Factors themselves do not show any certain linkage, but must be considered as belonging to the same linkage group because of certain linkages with a third factor.

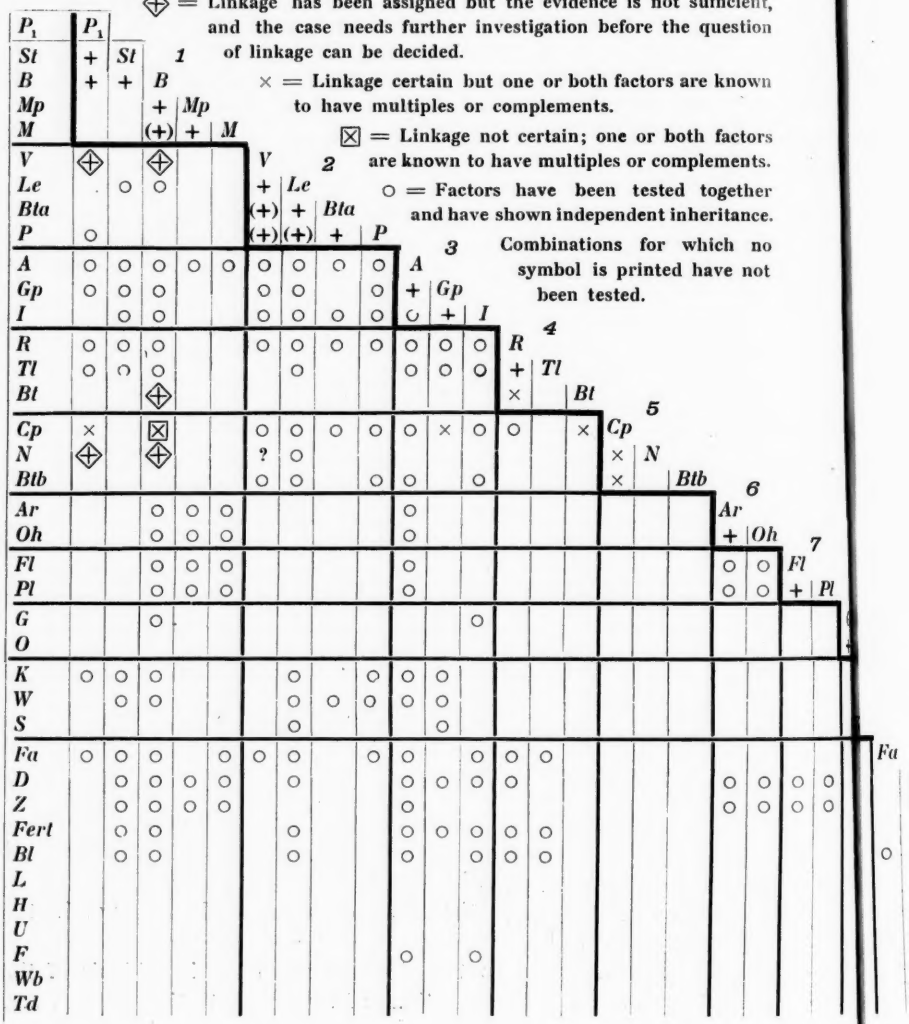
⊕ = Linkage has been assigned but the evidence is not sufficient, and the case needs further investigation before the question of linkage can be decided.

× = Linkage certain but one or both factors are known to have multiples or complements.

⊠ = Linkage not certain; one or both factors are known to have multiples or complements.

○ = Factors have been tested together and have shown independent inheritance.

Combinations for which no symbol is printed have not been tested.


P1 P1
St + St
B + B
Mp + Mp
M (+) + M
1
V ⊕ ⊕
Le ○ ○
Bta (+) + Bta
P ○ (+) (+) + P
2
A ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
Gp ○ ○ ○ ○ ○ ○ + Gp
I ○ ○ ○ ○ ○ ○ + I
3
R ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
Tl ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ + Tl
Bl ⊕ × Bl
4
Cp × ⊠ ○ ○ ○ ○ ○ × ○ ○ × Cp
N ⊕ ⊕ ? ○ × N
Btb ○ ○ ○ ○ ○ × Btb
5
Ar ○ ○ ○ ○ ○ Ar
Oh ○ ○ ○ ○ ○ + Oh
6
Fl ○ ○ ○ ○ ○ ○ Fl
Pl ○ ○ ○ ○ ○ ○ + Pl
7
G ○ ○
O
K ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
W ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
S ○ ○
Fa ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ Fa
D ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
Z ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
Fert ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
Bl ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○
L
H
U
F ○ ○
Wb
Td

the corresponding curves are given in figures 13—15. In the table are also given the conditions under which the curves are calculated. Beyond what is listed in the table it should be mentioned that the figures of each type are given on two lines. The lower one giving the values calculated with an accuracy of 0,1 %, the upper the corresponding whole numbers. By constructing the curves the lower lines have been used.

Curve A is computed for one factor, and its form indicates that in this case we have to deal with a segregation 1 : 2 : 1. Thus, this curve really shows the way in which it is brought forth.

Curve B seems to indicate a 3 : 1-segregation because between 40 and 65 nearly 21 % of the individuals are to be found. If we also count among the »recessives» $^1/_2$ of the minimum class 65—70, 27,6 % »recessives» would occur which undoubtedly would be considered as a very good fit to the expectation by a mono-hybrid segregation. The curve in question is, however, computed for two multiple factors with identical effect.

The curves C, D and E do not give any indication in themselves of any simple segregation. If we, however, adopt the method which has lately been used in several cases of dividing the F_2-curve after the known distribution of the individuals of the parent-lines we will in all the three cases obtain figures rather well fitting the expectation by a mono-hybrid segregation. Still, only one of these curves, the C-curve, is computed for one factor, the other two being calculated for two and four factors respectively. To this it may further be remarked that it is possible by varying the conditions, set for the calculations to obtain curves indicating segregation figures such as 9 : 3 : 4, and so on. The fact may also be pointed to that the number of individuals of the parent-lines play a rather important rôle in these last discussed cases.

Thus, if we assume the number of individuals of the »recessive» parent-line to be 100 we may not expect to find any individuals in the classes containing less than 1 % of the individuals. By a number of 1,000 parent individuals we may expect to find classes represented which are expected to contain only 0,1 %. In the cases at hand this means that in curve D by 100 parent plants we should find the number of corresponding F_2-plants = 22,4 and by 1,000 parent plants = 29,2. In curve E the corresponding figures are 17,9 % and 26,5 % respectively.

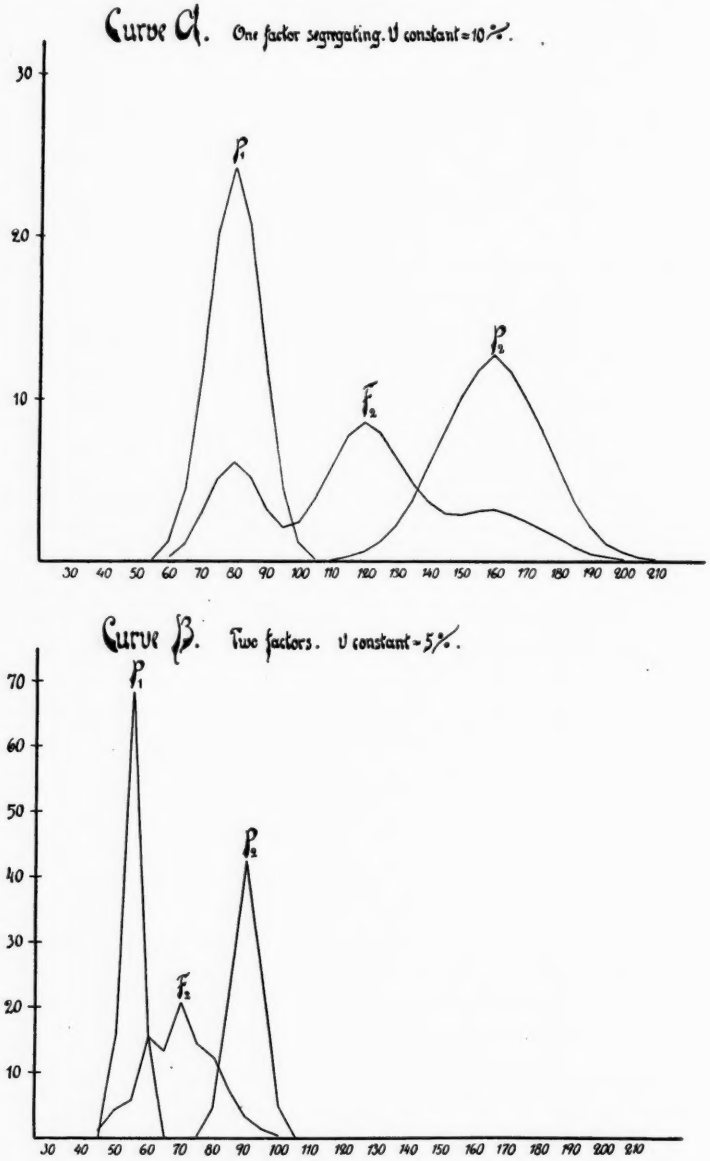


Fig. 13. Parent-curves and F_2-curves of hypothetical crosses.

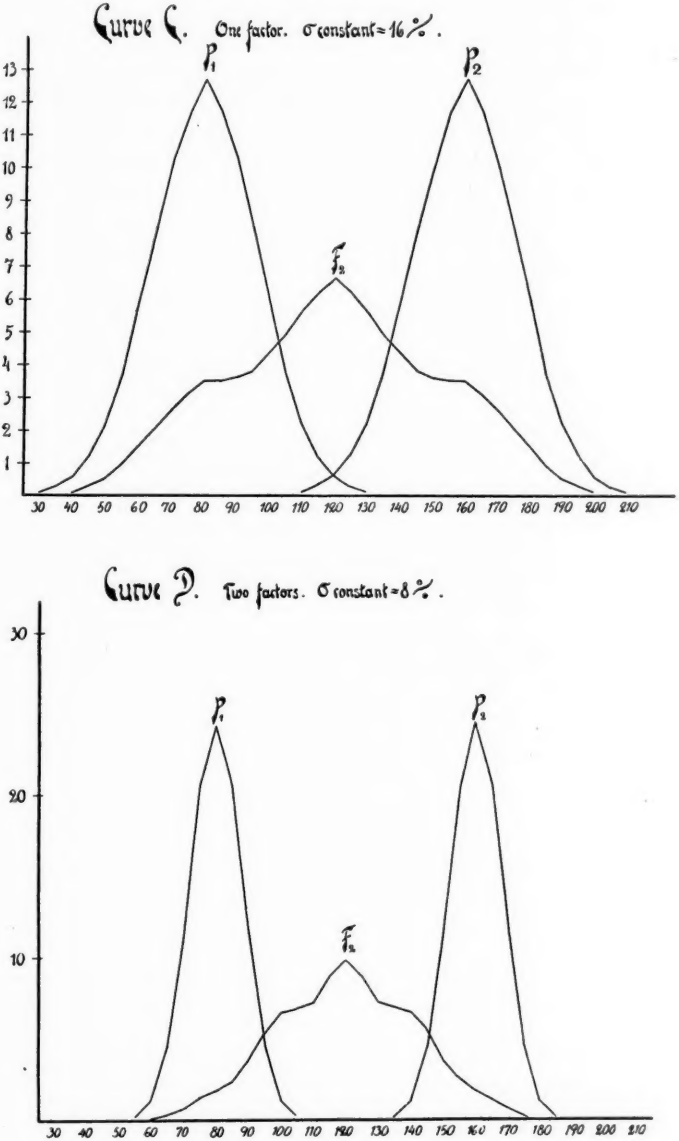


Fig. 14. Parent-curves and F_2-curves of hypothetical crosses.

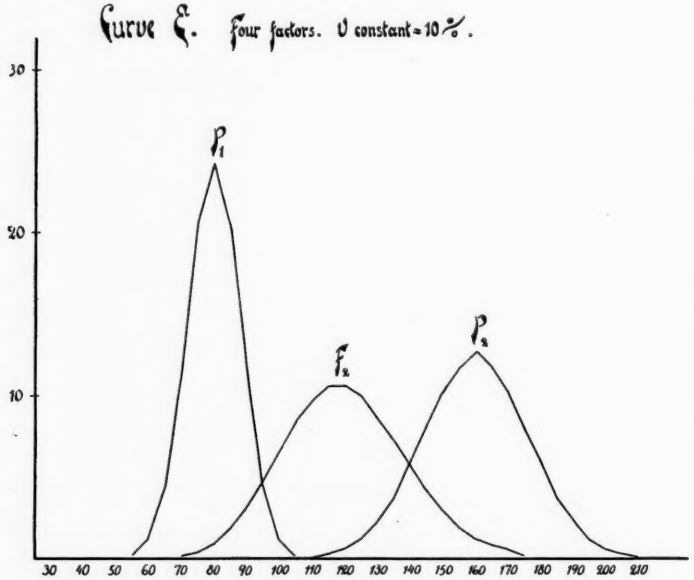


Fig. 15. Parent-curves and F_2-curves of a hypothetical cross.

The examples discussed above have all been computed in the simplest possible manner, and we have only attempted to decide whether one or more factors are responsible for the segregation of a quantitative character. Yet, they demonstrate the difficulties for even such a simple question, since a curve inviting to be interpreted as indicating the existence of a mono-hybrid segregation may be caused by the segregation of two or four factors. As the other extreme it is shown that a curve, of which scarcely any geneticist would be willing to draw any conclusion but that it was caused by the segregation of an unknown number of multiple factors, may be brought about by one single factor.

When we, further, take into consideration that the conditions in nature probably never are so simple as those assumed by the computing of these curves, it must be considered as strictly un-warranted to conclude the existence either of one or two distinct main factors from the form of the F_2-curve. Such conclusions are equally unwarranted even if one or more minimum-frequency-classes in the curve seem to indicate the operating of a small number of factors and if it is possible to fit the distribution of the F_2-individuals to certain theo-

retical segregation-figures by the aid of the distribution of the individuals of the parent lines.

These considerations make the usefulness for linkage investigations of the factors *If* (*Lf*), *Sn* and *Yr* still less than that of factors such as *Bt* and *Cp*, because it is nearly impossible to prove that in the crosses, in which any of the characters ascribed to the first mentioned factors segregates, we have to deal with the same factor.

Concerning *Lf* should further be remarked that in some crosses undoubtedly one or two main factors for the flowering time have been found. Such crosses are unquestionably two of the crosses recorded by HOSHINO (1915) where the existence of such factors is shown by investigations of F_3 and F_4. Still HOSHINO's own material demonstrates that the effect of these factors is not strong enough to allow us to decide in every cross whether they are responsible for the segregation, or the segregation is due to an unknown number of multiple factors each with an effect of the same value as the others.

In spite of the fact that there is much better reason to assume the existence of two distinct factors for the time of flowering than there is for the assumption of most of the quantitative factors they cannot be used for building the linkage groups because of the impossibility to decide if they operate in the segregation of a certain cross. The question of the linkage *A*—*If* (*Lf*) is made still more confused by the fact that the *A*-individuals flower later than the *a*-individuals, also in F_2-segregations of crosses where the curve of the time of flowering does not in the least indicate the existence of any main factors and where the difference in flowering time of the parents is such a small one that it is only little probable that any of HOSHINO's factors partake in the segregation.

Concerning the factor *Pt* for pollen-tube growth it may be stated that the evidence for the existence of a special and distinct factor for this character is altogether too meagre to allow its taking into account here.

c. SUMMARY OF OUR RECENT KNOWLEDGE OF LINKAGE AND INDEPENDENT INHERITANCE IN PISUM.

In order to enable the reader to judge for himself about the present state of linkage investigations in *Pisum*, the scheme of table 30 has been prepared. In this scheme all the morphological factors described have been taken into consideration. The factors have been arranged according to the linkage groups which may be considered as

rather certain, in the manner that all factors belonging to one group are placed together. Thereby it has also been possible to demonstrate in the scheme the linkage groups.

It may be seen from the scheme that most of the comparatively certain linkage cases may easily be brought together in groups, within which linkage occurs and whose factors are not known to be linked with any factors outside the group. These groups have been marked by means of the heaviest lines and the arrangement of the factors in the scheme makes that the factors of each triangle may be linked with each other but also that no linkages may occur to the left of and below the heavy zig-zag-line. The medium heavy vertical and horizontal lines limit the linkage groups in these directions.

A study of the scheme will, however, immediately show that some cases of linkage have been reported between factors which according to the conception of the linkage groups here put forth should have been inherited independently. Still, these cases do not severely invalidate the linkage groups formed, but they must be discussed. This will be done below.

The linkages P_1—V and B—V have been reported by WELLENSIEK (1925). The linkage P_1—V which should make one group of Nos. 1 and 2 is assumed because a linkage group P_1—Cp—N—V by WELLENSIEK was supposed to exist, although the segregation P_1—V does not itself indicate the existence of a linkage between these factors. The whole case is, however, rather doubtful and needs further investigation before the linkage P_1—V may be considered as proven. The linkage B—V, on the other hand, cannot be considered as existing, because the deviations of the segregation-figures from the expected ones are +, +, +, —, indicating that the double recessive group alone has too few individuals and that the association between the factors probably *not* is due to linkage. Thus it is little probable that groups 1 and 2 in reality represent one single group. Further may be remarked that we, as usual, do not know anything at all concerning the identity of the factors partaking in the crosses from which the linkages of group 1 are derived and those segregating in WELLENSIEK's crosses.

The linkage B—Bt, found by WELLENSIEK, would bring groups 1 and 4 together into one. KAPPERT has investigated the inheritance of the same factors and found typically independent inheritance. This does not, however, influence WELLENSIEK's case, because they may have worked with different *Bt*-factors. There is also a fair chance that we, also between these factors, may find changing linkage

values. WELLENSIEK has not, however, obtained figures directly indicating linkage between *B* and *Bt*, but has assumed its existence because of assumed linkages *B—Cp* and *Cp—Bt*. The last mentioned linkage is not to be doubted but the former case is far from obvious. The factors entered the cross as *B cp* × *b Cp*, still the F_2-figures indicate coupling. Further none of the deviations exceeds three times its standard error, and the deviations in the third and forth terms are little greater than their standard errors. Also in this case we do not, of course, know which of the *Bt*-factors has been responsible for the segregation. Thus, the linkage between *B* and *Bt* is in itself little probable and even if it was proved that it exists it must not necessarily bring together groups 1 and 4.

Against the linkages P_1—*Cp*, *V—Cp* and *Gp—Cp* there cannot be raised any serious objection but the linkage *B—Cp* is of a similarly doubtful character as that between *B* and *Bt*. None of these linkages can, however, be used for bringing together the factors into groups because in no case do we know with which of the *Cp*-factors we are dealing.

The linkages P_1—*N*, *B—N* and *V—N* may all be dismissed because they are of the same doubtful character as P_1—*V* and *B—V*.

Thus the result of the considerations concerning the linkage groups will be that *we know 9 groups of linkages in Pisum*, but that results are obtained which makes it somewhat doubtful if all these groups are inherited independently of each other. It might, indeed, be said that the factors *Bt* and *Cp* may be expected to furnish bridges between some of the groups, when the identity of these factors is better known. This is the cause why the factors *Bt* and *Cp* have been used in one group each in spite of the former statements as to their usefulness.

Further, the scheme shows that our knowledge on the whole is still not sufficient to make it possible to decide upon the place of a lot of the factors, because many groups are not yet tested with each other.

On the other hand, the fact must be pointed to that many of the best known factors are tested with numerous groups of factors and single factors with the result showing that they are inherited independently. This may be seen also from the list below of some of the linkage groups and the number of other groups or single factors with which they have been found to show unquestionably independent inheritance:

Linkage group No.	1	2	3	4	9
Has shown independent inheritance with the following numbers of groups or single factors	10	7	13	7	8

This result of the survey agrees well with the results of KAPPERT and SVERDRUP. The former investigator tested 10 pairs of factors and found 8 independently inherited groups, and SVERDRUP tested 15 factors and obtained 9 independent groups. Thus, MORGAN'S (1926) statement: »that, to date, no case is known where there are more independently assorting pairs than there are pairs of chromosomes» is no longer valid.

KAPPERT, WELLENSIEK and SVERDRUP suggest that in *Pisum* we may often deal with very weak linkages which cannot be discovered in an F_2-generation of reasonable size, and that therefore some of the cases of independent inheritance may, in fact, represent such weak linkages. Thereby the number of linkage groups in reality should be smaller than that experimentally found.

The investigations here reported and those of the TEDINS here referred to have, indeed, shown that very weak linkages may be found between factors which undoubtedly belong to the same linkage group (demonstrated by their rather close linkage to one and the same third factor). Further it might be observed that the frequent appearance of changing linkage values between the same two factors diminishes our chance of finding linkages between factors which may belong to the same group, since in a certain cross two factors may be very weakly linked although in other crosses they might show perceivably stronger linkage. Examples of this kind are, in fact, to be found among the results of this investigation (*Le—V* and *Le—P* cases). Thus, if we want to keep up the chromosome-theory of inheritance, it does not meet with any severe difficulties to explain the occurrence in *Pisum* of a number of linkage groups greater than that of the chromosomes, *i. e.* 7.

It might, however, be questioned if we really have definite linkage groups in *Pisum*. If we should have judged the matter out from the experimental results of *Pisum* only, without a ready theory to fit the results into, we should scarcely have dared to answer this question in the affirmative, both because of the rather frequent occurrence of cases where two factors alternately show rather strong linkage and independent inheritance and because of the occurrence of such cases

where the factor *A* is linked to *B*, and *B* to *C*, without *A* showing any linkage to *C*. Still, there is one thing which, in spite of the confusion caused by such cases as those mentioned, rather decidedly points towards the occurrence of real groups of linked factors being on all occasions inherited independently of factors belonging to other groups. This is the fact that the linkage values of the *V—Le—P—Bta*-group here investigated show a striking tendency to parallelism. The factors of the group may show strong or weak linkages, and the factors may even be inherited independently, but in no case have they been found to be linked with factors outside the group.

Thus nothing in the experimental results speaks against the existence of definite groups of linked factors in *Pisum*, and one fact speaks in favour of this assumption.

Although the results in the fundamental question may be considered as agreeing with those obtained in the work with *Drosophila* there seems to be in one point a difference between the linkage in *Drosophila* and in *Pisum:* the linkage in *Pisum* gives on the whole the impression of being much weaker than that in *Drosophila*. Still, it may be remarked to this conclusion that too few linkages until now are investigated in *Pisum* to allow any certain conclusions on this matter, which does not, however, totally invalidate the impression that the experimental results give.

VIII. CHANGING LINKAGE VALUES AND OUR CONCEPTION OF THE MECHANISM OF HEREDITY.

1. REPORTS OF CHANGING LINKAGE VALUES FROM INVESTIGATIONS WITH OTHER MATERIAL THAN PISUM.

From some of the summarizing papers of the Morganists (f. i. BRIDGES and MORGAN 1919, MORGAN, BRIDGES and STURTEVANT 1925) it may be seen that the *Drosophila*-workers are well aware that the cross-over values vary rather much, and some special investigations upon this matter have been carried out. Some of the most interesting and significant results of such investigations may be reviewed here, not only for the sake of completeness but also because they seem to be little observed among the plant geneticists.

Drosophila. — First may be pointed to the fact that, in general, no crossing over occurs in the male, which must be considered as a demonstration of a genetically determined difference in the strength of the linkage.

Further, some thorough investigations of STURTEVANT (summarized in 1919), BRIDGES (1915), MULLER (1916), GOWEN (1919), GOWEN and GOWEN (1922) and others have shown the existence of factors affecting the amount of crossing over which takes place. Their effect is very different ranging from such causing only a comparatively slight change in the cross-over values of some few factors to such factors which have an effect upon the crossing over process of all linkage groups. Some of these factors are known to be recessive, and others are dominant. It may also be mentioned that from the records given, the investigated cases appear to be samples out of a rather great mass of similar ones, that is: one receives the impression that several other factors of the same character as those considered above are at work within the material.

DETLEFSEN and ROBERTS (1921) and DETLEFSEN and CLEMENTE (1923) have worked out some experiments which are of a very great interest for those geniticists which are concerned with breeding work. DETLEFSEN and ROBERTS started their experiments with a normal standard stock showing about 33 % of cross-over between the characters white and miniature. Three selection lines were taken out from this stock. Within two strains a selection for low cross-over value was made, and one of these strains was later divided into two separate strains. In the third strain a selection for high cross-over value was made. It may also be mentioned that the real selection took place in every second generation by extracting single pairs of flies to multiply the strain, the intervening generations being used for free mating between the offspring of the selected pairs — this in order to avoid the difficulties arising because of the smallness of the offspring of each single pair. Of course, this was a very tedious and time wasting work, but the result seems to have paid well for the trouble.

The result of these experiments may briefly be summarized as follows: in one of the original series the cross-over per cent in seven generations was lowered from 33 % to about 1 %; in a series derived from the one just mentioned the cross-over value was about 0,6 %, and it kept that value for nine successive generations; the second of the original series arrived after 24 generations at a cross-over percentage of about 6 and bred true for this value for 22 generations; the third series was bred for high cross-over value, but here the attempt failed, the cross-over value was, on the contrary, diminished to about 28 % in 7 generations — this is by the authors interpreted as being the result of an increase in the amount of double cross-over.

To the results of the experiments quoted above have later been added those of another series reported by DETLEFSEN and CLEMENTE (1923). In this series they crossed two stocks showing different cross-over values when pure-bred, and the F_2 of this cross showed a distinctly higher variability in cross-over values than the original stocks and their F_1 did. From this the authors conclude that the amount of crossing over in the cases investigated by them is determined by several modifying factors and that the results of the experiments are due to segregation and recombination of these factors.

GOWEN (1919) has further contributed to our aspect of the crossing over process by showing that each single morphological factor has an effect upon the cross-over percentage, and that this effect is not generally confined to the region where the investigated factor is placed but extends to other regions.

Besides the variations in cross-over values due to genetical causes several environmental agents may affect the character, such as food, age of the female (MORGAN, BRIDGES and STURTEVANT 1925), temperature (PLOUGH 1917), X-rays (MAVOR 1923, and MAVOR and SVENSSON 1924).

GOWEN (1919) has, further, made investigations as to the size of the variation in the amount of crossing over. Although it might be expected from the results of the above reviewed experiments and other similar ones that the variation should be rather great his results must be characterized as rather astonishing, since they show that the lowest value of the coefficient of variation for the percentage of single cross-overs was $18{,}513 \pm 0{,}624$, and that the highest coeff. of var. was $69{,}98 \pm 6{,}414$. For the double cross-overs the matter is still worse with the coeff. of var. ranging from 75 to 110. Coefficients of variation of this size are not very common, either in animals or plants, even for the most variable characters which we are accustomed to deal with.

Thus the investigations of the variations in linkage values in *Drosophila,* on the whole, force upon us the impression that this character behaves as any other quantitative character of any plant or animal as regards its inheritance as well as its modification owing to environmental conditions.

Maize. — In maize only one single experiment seems to have been carried out with the purpose of investigating the existence of genetical differences in the linkage values. This was made by STADLER (1926) who among other agents affecting the cross-over values also investigated the differences in this respect between different plants

used as pollen-yielders in the experiments. Four plants were tested, and there occurred statistically significant differences between any two of them, although the range of variation was not as great as in the *Pisum*-experiments reported above.

From EYSTER's (1922) and STADLER's experiments is also known that environmental factors may influence the amount of crossing over and that female gametes from different parts of the plant show different cross-over percentage, and that differences are to be found between the male and female gametes.

Antirrhinum. — No detailed reports concerning variation in linkage values in *Antirrhinum* have been published, but BAUR (f. i. 1924) and HERZBERG-FRÄNKEL (1925) have reported very great variations in the linkage value between the same two factors in different crosses.

Triticum. — NILSSON-EHLE (1927) has lately reported a case in *Triticum* of widely ranging variations in linkage value between the same two factors, variations which undoubtedly are due to genetical factors.

Portulaca. — IKENO (1922) has published a case in *Portulaca* where two factors, which in general are absolutely linked, in F_3 of a cross show crossing-over in about 15 % of the gametes. This case seems to be an analogy to the results of DETLEFSEN and ROBERTS (1921), with the single difference that in the *Portulaca*-case the process is going in the direction opposite to that of the *Drosophila*-case.

Primula. — GREGORY (1911 a, 1911 b), BRIDGES (1914), ALTENBURG (1916) and GREGORY, DE WINTON and BATESON (1923) have shown that there is a difference between the cross-over percentage in the male and female gametes of *Primula.*

Lathyrus. — The older figures combined by BRIDGES (1914) indicate a significant difference in the cross-over value by coupling and repulsion. Since it generally may be assumed that the two reverse crosses are made between different strains or varieties this might as well be due to genetical differences between the parents used as to the way in which the factors have entered the hybrid.

This list of changing linkage values in different subjects of genetical investigation might be made somewhat longer by a detailed critical study of some older investigations of linkages, but the list certainly contains the majority of the cases reported — except those of *Pisum,* earlier reported in this paper.

The variations in linkage values in *Pisum* must now be considered again in the light of the results from other species, or rather from

Drosophila, quoted above. — It has been stated above that the variations in the degree of linkage of the group *V—Le—Bta—P* recorded in this paper must probably be considered as due to genetical causes, and the same is obviously true for the case of HAMMARLUND. Then it may be questioned: of what kind are these causes? The question cannot, of course, be definitely answered with the material at hand, but some indications may be found which ought to be of value for future investigations.

HAMMARLUND'S case may be dealt with first. It will be remembered that some of the F_2-progenies of that cross showed strong linkage, other progenies showing independent inheritance. Further, F_1-plants, whose offspring showed linkage, were crossed with several double dominant lines. Among the offspring of these crosses there occurred several families segregating in both factors. All these were investigated upon linkage, and in none of them there was any indication of coupling between the factors. This makes it most probable that the occurrence of linkage is determined by the double dominant parent of the original cross. The non-occurrence of linkage in the $F_1 \times$ parent-crosses further shows that the cause of the linkage is *not* inherited independently of the two linked factors, because if it were, at least some of the last mentioned crosses must have shown linkage. In genetical language we may say that the double dominant parent line has possessed a dominant factor causing the linkage, this factor itself being linked to the other two factors.

The linkage values of the *V—Le—Bta—P*-group vary over a wide range, and therefore it cannot be assumed that there is *one* factor causing the linkage. Only F_2 has been investigated of most of the crosses, and in these cases nearly any factorial explanation will fit except the assumption of one recessive factor causing the linkage. From the cross Gj $\times$ Ww F_3- and F_4-progenies have been investigated. In no progeny of a double heterozygote have there been observed any figures indicating independent inheritance. Thus it seems impossible to explain the results by the assumption of one or two independently inherited factors, and the assumption of one or more dominant factors linked to the group being responsible for the strong linkage in this cross seems most probable.

Thus, in none of the *Pisum* cases of changing linkage values do we know very much more than the fact that the differences are of a genetical nature and that in two cases probably one or more dominant factors are responsible for the linkage. On this point, of course, further

investigations are highly desirable, and such investigations are also planned to start in the next season, when an attempt will be made to follow the inheritance of the genetical cause of the linkage.

Thus, our recent knowledge concerning variation in linkage values may be summarized in exactly the same way as was made above for the results from *Drosophila, i. e.* thus: the linkage values (or cross-over percentages) are inherited as any other quantitative character of any organism propagating in a sexual way. That means that a lot of factors affect it, some of which have strong effects and some of which have very weak effects. Further, among the factors influencing the linkage there must be counted also a lot of — if not all — the known factors, since any one of them by proper experimental conditions seems to give a significant effect. We must also conclude that it is most probable that the variations in the linkage values represent a quite common and ordinary treat of heredity. Almost all the facts, necessary for drawing the conclusions stated above, are obtained in the work with *Drosophila,* and the work on plants has contributed only in the way that it has shown that as far as our recent knowledge reaches, there is no indication of the circumstances in any fundamental point being otherwise among the plants than in *Drosophila.*

The statement made above does not, however, exclude the possibility of differences on points of minor value. When the genetical variations in the linkage values in *Drosophila* and maize on one hand are compared with those found in *Pisum* and in *Antirrhinum* on the other, there are to be found real strong indications of differences between the two groups. In *Drosophila* the amount of crossing over occurring between two given factors seems to be rather stable. There may, although not too frequently, occur strong aberrations, and the value may be changed by selection, but if the strong aberrations are excluded from the material and if we are careful not to select upon cross-over value we will on the whole have an average value which, as far as the environmental conditions for the experiments are kept constant, will return in every experiment. These mean values, obtained under constant environmental conditions and by exclusion of the stronger aberrations are the »standard values» of the *Drosophila*-workers. As far as our knowledge reaches, the maize seems to follow the *Drosophila* in this respect. In *Pisum*, on the contrary, there have occurred during the comparatively very short time of earnest linkage-searching several cases where the genetical differences must be made responsible for variations in the cross-over values, and these variations all have the

appearance of the aberrations of *Drosophila*. They stand isolated from each other, and still all results indicate that the modifications caused by environment are almost unimportant. Thus the variation in linkage values in *Pisum* gives the impression of a discontinuous variation but the variation in *Drosophila* impresses us sooner as a continuous one when the aberrations are excluded. To judge from the rather meagre evidence in *Antirrhinum* the variation in this species seems much more to agree with that of *Pisum* than with that of *Drosophila*. Of course, the difference between the two groups mentioned cannot now be considered as certain — we know too little about the plants as yet — but the indication seems strong enough to allow its taking into consideration. Still less can, of course, the question of the cause of such a difference be answered, but there is one explanation which offers itself immediately, and therefore it may be hinted at.

A stock of *Drosophila* consists of a mixture of individuals carrying different genes. These individuals mate together, and it is well known that as long as no selection is made, the mixture will, on the whole, keep its composition undisturbed from the second generation (compare BAUR 1922). The stock may be true-breeding for all the factors whose expression we can follow under normal circumstances, but it may at the same time be very heterozygous as regards characters which may be made visible only by means of special experiments. Thus, since very seldom selection has been made upon the character »linkage value», we may suppose that most stocks are in reality rather heterozygous in a lot of the factors determining the strength of the linkage. If then, for instance, ten pairs of flies are taken out of such a stock for experiments we will have a very good chance that they, on the whole, will give rather the same compound of segregating factors for linkage and thereby also the same linkage value for any given morphological factors. If then obviously aberrant pairs are excluded from the count we will, of course, have a still better chance to be able to keep in the immediate vicinity of the average linkage value of the stock and keep up our standard value.

In the peas, on the contrary, cross-fertilizing very seldom occurs. The result of this is an increase in the number of homozygotes in every generation, and it will not take so very long time after a cross, even if many factors are involved, before almost every plant we take out of the — phaenotypically perhaps heterogenous — population will be a homozygote. It will also be homozygous not only in the factors determining the morphological characters but in all factors, and thus

also in the factors determining the degree of the linkage. — Further, by crossing experiments we do not use plants from the same stock but from stocks — strains — which during numerous generations have been selected in different directions, and usually we use pure lines. In both cases we have a chance to get rather different genotypes as regards the outwardly invisible characters, and thereby also the chance is given that in different crosses in which the same morphological characters are studied, we unknowingly bring into the cross quite different sets of factors determining the degree of the linkage. Thereby our experience of linkage in peas must be quite different from that in *Drosophila.* Because we have no really good and all-round mixture-population of the different linkage-determiners, we will probably always find great differences in the linkage values of the same two factors in the few experiments which we possibly can conduct by using different parent varieties, and it will be as impossible to keep up any standard values as it is to decide upon which of the values obtained are the aberrant values — that is: the facts would be exactly as those presented by the cases recorded in this paper (see page 108).

It may only be added that the same explanation might be used concerning the linkages of *Antirrhinum,* where the differences in linkage values in fact have been so great that they have constituted a severe obstacle to the linkage research work with this plant, in all other respects so well fitted for the purpose (HERZBERG-FRÄNKEL 1925, BAUR 1924). Although this plant by nature is a cross-fertilizer, most of the material used for crosses has been self-fertilized for so many generations that the lines must be almost pure.

2. THE GENETICAL VARIATION OF THE LINKAGE VALUES AND OUR CONCEPTIONS CONCERNING THE PHYSICAL BASIS OF HEREDITY.

It was mentioned earlier that the terminology of the *Drosophila*-workers would be used without taking any definite stand to the question of the chromosomes and their importance for the heredity-phenomena. In this manner the terms have been used hitherto in this paper. Now, however, the time has come to discuss the effect of the facts stated on the foregoing pages upon our conception of the chromosomes as the material carriers of the factors and upon other hypotheses concerning the physical basis of heredity. It may be emphasized, however, that the intention is *not* to discuss in general different hypo-

theses but only just what is said above: to discuss whether the variations in linkage values will bring forth any points of view which may be of use in deciding upon the matter in question.

The fundamental results of the investigations concerning variation in linkage values are:

1. The degree of linkage between two given factors is no fixed quantity but can be changed by genetical causes as well as by environmental ones.

2. In spite of the fact that the degree of linkage may be changed over a very wide range it is most probable that the factors really belong to linkage groups within which they may be linked, each factor being inherited independently of all factors outside its own group.

3. There is a tendency to parallelism between the strength of the linkages within the group so that weakening or strengthening of the linkage between two of its factors in general is accompanied by weakening or strengthening of the linkages between other factors of the group.

Parenthetically it may be remarked that STADLER'S genetically changed linkage values show the phenomena described just above as well as the peas.

The hypotheses of heredity to be considered are the following:

1. the chromosome-hypothesis af MORGAN and his co-workers,

2. the reduplication-hypothesis of BATESON, PUNNETT and TROW,

3. attempts to explain the heredity phenomena in a chemico-physical way (HAMMARLUND).

The chromosome-hypothesis considers the chromosomes as the material carriers of the genes and identifies the genes with the smallest parts of the chromosome, *i. e.* — with reservation — the chromomeres of the cytologists. A main point in the chromosome theory is, further, that the genes are arranged in a single file, that is, they may be treated as if lying along a line.

It has been mentioned earlier that nothing in the investigations here reported can be considered as speaking against the arrangement of the genes in a single file, and thus in this point the experimental facts fit into this theory.

The possibility of fitting the changing linkage values into the chromosome theory depends mainly upon the construction of the chromosomes and their behaviour by the cell divisions. Concerning these matters rather little is known, because until now almost all our knowledge of the behaviour of the different parts of the chromosomes is collected by studying killed and stained material, which scarcely can

be expected to give very much information. Even if we, by studying the killed chromosomes, may hope to obtain information concerning the morphology of the chromosomes this will not help us because what is needed is knowledge of the physiology, of the reactions and the behaviour of the living chromosomes. The question which just now is of interest is this: are the chromosomes to be compared with strings of beads, or are they built in a way to allow the occurrence of differences in the strength of the forces which keep together their elements?

The occurrence of crossing over necessitates the assumption that the chromomeres of a chromosome may be dislocated either as units or as chromomere-groups, smaller than the chromosome. The main evidence for such a phenomenon occurring by the divisions of the nucleus are the investigations concerning the chiasmotypie started by JANSSENS. The whole question of this phenomenon must, however, so far be considered as un-sufficiently known, in spite of the fact that JANSSENS (1924) has lately published a new series of investigations in which the pictures of the cell divisions repeatedly show figures which well might be interpreted as showing the chiasmotype. The cytologists themselves are also far from full agreement upon this question. And from the point of view of geneticists accustomed to the phenomena occurring in living individuals there will always arise the objection against the results of such investigations that we do not know how much of the pictures to be seen under the microscope is the effect of the killing medium, or how far they give an exact representation of the occurrences within the living cell.

If we leave the question of the existence of the material chiasmotype out of account we may derive some information as regards the behaviour of the chromosomes from some recently published investigations on the behaviour of living chromosomes. SAKAMURA (1926) and KUWADA and SAKAMURA (1926) have lately given accounts of experiments in which attempts were made to study the morphology of the living chromosomes. The experiments in question certainly had as their main scope to decide whether the spiral construction of the chromosomes really exists, but the investigations on this point could not be carried out unless certain physiological questions were first solved. Their main result from the physiological point of view is the demonstration that the appearance of the chromosomes is *very much dependent on the acidity of the medium in which they are placed.*

Their chief experiment may briefly be reviewed. They used as material for their studies cells from young anthers which were set free

for observation simply by means of squeezing the young anther under the microscope. When these cells are observed immediately after their squeezing-out, the chromosomes may be seen. A moment later, however, there is nothing at all to be seen of the chromosomes, and the nucleus appears to be totally empty. By means of increasing the acidity of the medium (to PH-values from 5 to 2,5) it was possible for the investigators to make the chromosomes visible again, and later these could be made to disappear by way of decreasing the acidity. This experiment could be repeated a couple of times with the same chromosomes, and every time they were made visible because they were contracted in the acid medium, and there seems to be a strong probability that they were invisible in the neutral or basic medium because they were swollen so their refraction-index was equal to that of the rest of the nucleus. Further it may be observed that not only the acidity alone had an effect upon the shape of the chromosomes but that also a distinct effect of the anion of the acetic acid could be observed.

Without going further into the deductions of the authors concerning the structure of the chromosome this may be enough to show that the plant evidently has means to affect the structure of the chromosomes, and that the study of the chromosomes killed in any of the usual ways (by means of strongly acid liquids) has only a small chance of giving us any information of the differences between the chromosomes of different varieties of the same species, and far less of differences in this respect between different lines out of the same variety — questions which just now are of great importance for the geneticists.

The results of SAKAMURA and KUWADA, reviewed above, evidently offer the chromosome theory a very plausible explanation of the differences in the linkage values, because it seems very probable that a chromosome, rather much swollen, will not show the same degree of cohesion as one strongly constricted. This is so, quite independently of the nature of the forces which keep the elements of the chromosome together.

Thus, the meagre facts we have at hand concerning the behaviour of the living chromosomes furnishes a possibility for the chromosome theory to account for the genetically and environmentally caused variations of linkage values.

The occurrence of linkage groups among the factors is the original foundation of this theory. The fact that they may be traced through the different stages of linkage strength until they seem to disappear when the linkage is too weak, must be interpreted as a further proof

of their reality and this behaviour of the linkage groups fits very well to what we may expect from chromosomes in which the forces which keep their elements together are of a different strength.

Also the third *item* in our interrogatory — the parallelism between the linkage values within the group under different conditions — fits very well to the assumption of the genes being placed in a chromosome the cohesion of which is, at least partly, determined by the medium, in which it is placed.

Thus, the variation in the strength of the linkage does not offer any difficulties for the chromosome theory if only the cohesion of the chromosomes is assumed to be affectable. Neither does it offer any difficulties that often the agent determining over the cohesion must be sought within the chromosome itself because this is a case quite parallel to any inheritable character — the individual carries within its cells the substances which determine whether it shall have red or white flowers, and nobody thinks now that this can furnish any objection to the conception of Mendelian heredity generally accepted.

Indeed, to my mind, the variability of the linkage values makes the whole chromosome theory look more plausible than if they were stable values because it makes the theory fit much better into our general conception of biological occurrences.

The reduplication theory, either in the form given to it by BATESON, PUNNETT and TROW, or in any modernized form, must build upon differences in growth rate of cells, carrying different factorial combinations. It is obvious that variations of the linkage values will not offer any difficulties for this theory unless it maintains that only certain gametic ratios, showing too great differences, may appear. Since the theory does not offer any suggestions concerning the physical causes of the different growth rates it does not present any possibility to determine whether the second and third item of our interrogatory fits into it. Therefore it might be believed that if the theory in general gives a satisfactory explanation for the occurrence of linkage groups and the relations between the linkages of different combinations of factors within the groups, it will also be able to give satisfaction on the points in question. How far the theories founded upon the assumption of different growth rates for cells of different genetical constitution fill this more general demand is beyond the scope of this survey, and it will therefore be left out of account.

In connection with discussions upon the construction and constitution of the chromosomes, chromatin granulae, germplasm and so on,

shortly upon the material carriers of the inherited differences, most modern writers search the ultimate cause of the differences in differences in the chemical constitution of the chromosomes. From there it is only a short step to consider the question if these chemical differences also may give us the key to the problem presented by the fact that the carriers of the Mendelian factors for the same genetical character always keep apart. HAMMARLUND, in considerations caused by his results concerning variations in linkage values, has made some suggestions in this direction. He points to the fact, known from chemistry and physics, that several substances do not mix with each other (oil and water) and that other substances mix to some extent (water and ether) and that other substances again may be mixed in any proportions. Out from these points of view he makes an attempt to interpret the phenomena of segregation and linkage as due to similar differences between the chemical substances responsible for the reactions of the individual which we perceive as the inherited characters. Still keeping to the question here at hand, *i. e.* if the hypothesis fits into the knowledge concerning variation in linkage values, it may be said that in no way is it to be considered as improbable that a change in the chemical constitution on one point of the system might give rise to a quite new state as regards the degree to which its components may be mixed with each other. In the vague form which, at present, must necessarily be given to such a hypothesis it does not offer any possibility further to test the fitting into it of the results of the investigations upon varying linkage values.

Thus we must state that the variations in the linkage values may be explained from the point of view of either of the three hypotheses taken into consideration.

IX. THE IMPORTANCE OF THE VARIATIONS OF LINKAGE VALUES FOR GENETICAL RESEARCH WORK AND BREEDING METHODS.

1. VARIATION OF LINKAGE VALUES AND GENETICAL RESEARCH.

It has been pointed out several times on the preceding pages that most of the geneticists think upon the linkage values as rather stable even if they sometimes are aware that very great variations in these values represent one of their outstanding characteristics. Since MORGAN and his co-workers, on many occasions, have stated that the cross-over

values are variable and that they may vary owing to environmental causes as well as to genetical ones, they cannot be held responsible for the missing knowledge on this point. It might, however, be supposed that the everywhere occurring chromosome-maps returning with always the same values for the linkages between the same factors have played a rather great rôle in forwarding the misunderstanding of the importance of these phenomena, resulting in the conception that they are rather stable, and that greater variations are exceptions.

The way in which the MORGAN-school in its research work treats the variations in linkage values has undoubtedly effectively contributed to bringing forth the idea that they are of no value for science or otherwise. The MORGAN-school (BRIDGES and MORGAN 1923) has worked out a really wonderful system to get rid of the nuisance they seem to consider the variations in linkage to be. Besides precautions for ascertaining constant environmental conditions to which, of course, no objection can be made, the stocks from which the standard values are obtained are chosen so that they may be expected to give the average for previously known factors, thereby excluding as well stocks known to carry factors strongly affecting linkage as well as results from families occasionally showing the effects of such factors. It has been pointed out above that this method in the cross-breeding *Drosophila* will, in fact, furnish us with results which, on the whole, are representative for the average mixture of linkage-determining factors of the standard stock. This gives the impression to the outsider that variations, on the whole, are a nuisance which as much as possible must be eliminated and that these variations are of no inference. This might also be right as far as the scope of the whole block of investigations is only to secure datas concerning the placing of the factors in the chromosome maps, since it might be expected that the order of the factors and the proportions between the linkage values on the average are constant, whichever degree of linkage exists in the system. It might, however, again be pointed to the fact, that in the self-fertilizing plant-species this method cannot be used because it is impossible to tell which of the numerous varying linkage values obtained is to be chosen as standard.

Further it may be emphasized that the scope of genetical investigation is surely not only the mapping of factors and the finding of more and more parallels between genetics and cytology. The phenomenon of the changing linkage values in itself is well worth a thorough study, and it cannot be considered as too great an optimism to hope

that such studies will give us some new points of view upon the whole problem of heredity and the mechanism behind hereditary phenomena.

2. VARIATION OF LINKAGE VALUES AND THE BREEDING METHODS.

It has been mentioned at the beginning of this paper that the origin of the investigations was the result obtained by a cross made for practical breeding purposes. The later investigations have shown that the strong linkage occurring in that cross and totally obstructing the breeding work does not occur in other crosses. This at once furnishes a very good example of the importance which the variations in linkage values may have for the breeding.

All modern rational breeding of self-fertilizing plants follows the way of crossing types with different factors and extracting out of the segregating mass the types showing the best recombinations of the factors segregating in the cross. As far as factors of so great effect that they may easily be distinguished as segregating in almost every cross are concerned a linkage will easily be observed in F_2 if it is strong enough to cause severe trouble. Thus, for such factors the difficulties arising from linkage may often be avoided by using as parents lines showing a weak linkage.

Also when the breeder deals with quantitative characters, which he generally does, he will do well to remember that linkages might occur between some of the factors determining the character he wishes to improve by means of recombining the very factors in question. In this case, however, the linkage will always be hard to detect as such. But it will often show its effect in the manner that the wanted recombination types occur far too seldom to make it possible to obtain results out of the breeding work. The knowledge of the existence of far reaching variations in the linkage values indicates a method to avoid most of the trouble of the linkages which we must believe occur rather often between the numerous factors determining the outcome of the segregation in breeding-crosses. It is obvious that when we make one single cross we run the risk that strong linkages occur. If, instead, we make a number of crosses of the same type but choosing different lines for parents, some of them may show strong linkage, but there is a good chance that some other crosses may give at least nearly independent inheritance between the factors determining the characters which form the subject of the breeding. Because a breeder generally goes to the limit set by his economical resources

each time he starts a breeding series by a new cross it will generally be impossible to multiply the whole so many times as the number of crosses to be made — for instance 10—20. Therefore, when the method here proposed is used it will mostly be best to make numerous crosses for each breeding series but to compensate the increase in crosses by growing a proportionately smaller number of F_2-plants in each cross. Probably the F_2-plants and almost surely the F_3-generation will show if there are differences as regards the promise of a good result given by the descendants of different parent couples. Then those promising the best results may be selected for the further work and grown on a larger scale.

It should be mentioned, however, that the method described above is not unknown to the practical breeders. On the contrary, many cases have already shown that similar crosses differing mainly in the device of parent lines give very different results — some easily yielding the wanted recombination types and others persistently refusing to give new lines of value. Some breeders have, indeed, already taken the consequence of their experience by using methods similar to that proposed above out from the results of the linkage investigations.

The possibility of selecting upon the linkage value may also be worth some consideration of the breeders. Since it is very probable that the linkage value between any factors may be treated as any other quantitative character there exists a possibility to make also this character a subject of selection and breeding. If the results, obtained in the investigations upon the hereditary variations in linkage in *Drosophila,* are of common validity it must be thought possible to breed upon factors or factorial combinations causing linkage between certain factors but leaving other factors out of the linkage. When this is possible it might be used in the practical breeding to keep together certain especially valuable characters thereby transmitting the valuable combination of one parent to a greater part of the F_2 then would be the case by free combination.

3. THE VARIATIONS IN LINKAGE VALUES AND FUTURE INVESTIGATIONS CONCERNING THE PHYSICAL BASIS OF HEREDITY.

It has been mentioned above that our recent knowledge of the variations in the linkage values does not furnish us with any means to help in deciding between the different theories and hypotheses concerning the mechanism of heredity. On the other hand, however, this

knowledge gives some indications as to the ways along which we may hope to enlarge our knowledge of the processes behind the hereditary phenomena, which may be worth earnest consideration.

Most of our knowledge of what is behind the visible segregations of the characters which we are able to investigate by different means is furnished by the tremendously extensive work with *Drosophila*. This work has deepened our knowledge from the abstract stating of segregations, linkages and so on and the mathematical and statistical rules governing these phenomena to their probable physical basis.

It should, however, be emphasized that, on the whole, we have not yet reached beyond the knowledge of the probable basis of the hereditary phenomena. This has been pointed out among others by JOHANNSEN (1923) and HERIBERT-NILSSON (1927), and it is also emphasized in almost every surveying paper of the leading *Drosophila*-workers, especially in their discussions concerning the significance of the »distances» between the genes. Thus, this line of work has not given us any knowledge concerning the processes which take place at the cell-divisions and what forces direct the substances responsible for the genetical differences to take the places we must assume them to inhabit.

The success in the attempt to establish a connection between the genetical phenomena and the chromosomes is, it must be realized, on one hand, mainly due to the method of dealing with the linkage values, which enables the *Drosophila*-investigators to use them as stable values in spite of their very strong variability, and on the other hand to the methods used in studying the chromosomes, *i. e.* the killing of them in a manner to force them to contract so strongly that they may be assumed to show dimensions nearly proportional to the amount of the substance they are built of. As far as we deal only with the order of the »genes» (in the sense of MORGAN) the knowledge of the physiology of the chromosomes may be dispensed with. But the variation in the linkage values, assignating differences in the structure of the chromosomes, immediately arouses the question: What is the cause of this phenomenon? The reply to this question cannot be obtained by the methods of investigating the killed chromosomes but we must go farther, *i. e.* to investigations of the kind performed by SAKAMURA and KUWADA. That is, to answer this question we must take the physiology to our help, because the morphology does not suffice.

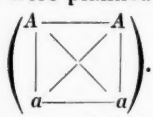
The question of the physiology of the genetical phenomena has, of course, arisen independently of the variation in the linkage values,

since science is never satisfied to know either the substrate of a phenomenon or the morphology of this substrate but must always push the inquiery further — first to the physiological point of view and if possible down to the ultimate question concerning the chemical and physical forces directing the processes revealed by the physiological study. The variations in the linkage values play in this case only the part to emphasize the necessity of physiological investigations concerning the processes of the cell-divisions, and they seem to offer a fairly good chance for the start of such investigations.

The knowledge of the morphology of the substrate is not, in itself, injurious to biology, but it may obscure our view upon biological problems if it is misunderstood and used for explanation of phenomena of a character which can be studied only by means of physiological methods. If such misunderstandings threathen to become common it is time to react against them, but this is no cause to throw the whole bulk of the morphological knowledge into the discard. On the contrary, the knowledge arrived at in the morphological study will surely give us the necessary fundament for the physiological research. The variations in linkage value may rightly be supposed to furnish us with the entrance key to investigations with the purpose of establishing a connection between Mendelian genetics and the physiological processes of the segregation phenomenon. Therefore the purpose of the last chapter of this paper has been an attempt to place them for a moment into the field of vision of the geneticists and to show their importance for the genetical science, in the hope that they will give us the first aid in the synthesis of genetics, morphology and physiology.

X. SUMMARY.

1. The segregations and genetical interrelation-ship or several factors have been studied by means of the F_2-segregation of 14 crosses between pure lines or strains of 7 varieties of culinary peas. Of one cross F_3- and F_4-progenies have been grown.

2. In order to prove that the similarly symbolized factors segregating in different crosses really are identical the crosses were planned to be performed in accordance with the diallel scheme 

. By means of this method it has been possible to prove — within

reasonable limits for the demand of proof — that the similarly symbolized factors are identical throughout the material.

The method of »reverse» (term proposed by the author) crosses (both DD × RR and DR × RD) has been used for proving linkage to be the cause of disturbed segregation figures.

3. The germination has, on the whole, been very good. Special investigations have shown that the germination of the seed from red-flowering and non-marrowfat plants is better than that of seeds from the corresponding recessive types. Although the mother plant is shown to have a far greater influence upon the viability and germination of the seeds than their own genotypes it has been possible to show that also the genotype of the seed plays a part in deciding upon its viability. A striking case of heterozygous vigour is demonstrated by the seeds harvested on plants heterozygous in the *A*-factor (fundamental of flower colour).

4. Beyond the well-known factor for internode-length, *Le*, two more internode-length factors (Cry_1, Cry_2), repressing the growth of the first internodes of the plant and co-operating as multiples, have been found.

Three phaenotypically different sugar-pods, corresponding to the factorial constitutions *Pv*, *pV* and *pv* have been demonstrated to exist.

Two factors for form of pod-apex, *Bta* and *Btb*, have been found to co-operate as complementary factors.

Results indicating the existence of two multiple factors for pod-form have been obtained.

The factors *A* (flower colour), *R* (cotyledone form) and *I* (cotyledone colour) have all shown normal mono-factorial segregations.

5. Practically all the possible combinations of two factors have been investigated upon linkage.

Two linkage groups of factors have been found, *viz.* *V—Le—P—Bta* and *Btb—Cp*. Statistically significant differences in linkage value derived from different crosses for the same two factors are found. The cause of the differences in linkage values must be sought in the genotype of the parents used for the cross. The degrees of linkage between different factors shows a good parallelism: when two factors of the group show a strong linkage the linkage between other factors is strong, and when one linkage is weak the other linkages are comparatively weak.

Double crossing over is shown to take place within the great linkage group.

6. A summary of hitherto published investigations concerning linkage in *Pisum* is given. A comparison between the number of certain linkage cases and the number of changing linkage values is made, showing that the great variations in the linkage values are a common phenomenon in *Pisum*.

A survey of the linkage groups in *Pisum* gives the result that considerably more groups or single factors are inherited independently than the number of chromosomes should allow. The linkage in *Pisum* seems, on the whole, to be weaker than that in *Drosophila,* and several cases have been found, where factors belonging to the same linkage group are inherited independently. This and the variation in linkage values may explain the great number of independently inherited factors.

7. A survey of the occurrence of variation in linkage values in other organisms shows that varying linkage values have been discovered in all organisms thouroughly investigated upon linkage.

It is pointed to the fact that the linkage values are very varyable and that genetical as well as environmental causes may affect them. The linkage values may, on the whole, be treated as any other quantitative character.

8. The genetical variation in the linkage values seems to be more conspicuous and the differences seem to be greater in *Pisum* and *Antirrhinum* than in *Drosophila* and maize. This is probably due to the fact that of the two species first mentioned pure lines, carrying distinct linkage determiners, have been used in linkage investigations while of the two last mentioned species in most cases populations, representing an average mixture of linkage determining factors, have been used.

9. The genetical variations in linkage values cannot be used to decide between the different current hypotheses concerning the physical basis of heredity.

10. It is pointed to the fact that the variability of the linkage values is of importance for the methods in practical plant-breeding. We may rather often expect that the segregation in a cross is disturbed by linkage between the factors determining the quantitative characters, which we wish to improve. When this occurs we obtain too few of the desired valuable recombinations. Therefore, here is proposed that instead of growing a large F_2 from one pair of parent lines, 10—20 smaller F_2-generations of crosses between different parent lines should be investigated.

11. It is hoped that further investigations of the variations in the linkage values may help us to our first knowledge of the physiology of heredity.

LITERATURE CITED.

1. ALTENBURG, E. 1916. Linkage in *Primula sinensis.* Genetics 1, pp. 354—366.
2. BAUR, E. 1922. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. und 6. Aufl. Berlin.
3. — 1924. Untersuchungen über des Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus.* Bibliotheca Genetica 4.
4. BRIDGES, C. B. 1914. The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and *Primula.* Am. Nat. 48, pp. 524—534.
5. — 1915. A linkage variation in *Drosophila.* J. of Exp. Zool. 19, pp. 1—21.
6. BRIDGES, C. B. and MORGAN, T. H. 1919. The second-chromosome group of mutant characters. Carn. Inst., Wash., Pub. 278, part II, pp. 125—303.
7. — and — 1923. The third-chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster* Carn. Inst., Wash., Pub. 327.
8. COLLINS, G. N. 1912. Gametic coupling as a cause of correlations. Amer. Nat. 46, pp. 569—590.
9. DETLEFSEN, J. A. and CLEMENTE, L. S. 1923. Genetic variation in linkage values. Genetics 9, pp. 149—156.
10. DETLEFSEN, J. A. and ROBERTS, E. 1921. Studies on crossing over. I. The effect of selection on cross-over values. Journ. of Exp. Zool. 32, pp. 333—354.
11. EYSTER, W. H. 1922. The intensity of linkage between the factors for sugary endosperm and for truncate ears, and the relative frequency of their crossing over in microspore and megaspore development. Genetics 7, pp. 597—601.
12. GOWEN. J. W. 1919. A biometrical study of crossing over. Genetics 4, pp. 205—250.
13. GOWEN, W. S. and GOWEN, J. W. 1922. Complete linkage in *Drosophila melanogaster.* Amer. Nat. 56, pp. 286—288.
14. GREGORY, R. P. 1911 a. Experiments with *Primula sinensis.* Journ. of Gen. 1, pp. 73—129.
15. — 1911 b. On gametic coupling and repulsion in *Primula sinensis.* Proc. Roy. Soc. B. 84, pp. 12—15.
16. GREGORY, R. P., DE WINTON, and BATESON, W. 1923. Genetics of *Primula sinensis.* Journ. of Gen. 13, pp. 219—253.
17. HALDANE, J. B. S. 1919. Probable errors of calculated linkage values. Journ. of Gen. 8, pp. 291—297.
18. HALLQVIST, C. 1926. Koppelungen und synthetische Letalität bei den Chlorophyllfaktoren der Gerste. Hereditas VIII, pp. 229—254.
19. HERIBERT-NILSSON, N. 1920. Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der *laeta-velutina*-Spaltung bei *Oenothera.* Hereditas I, pp. 312—342.
20. — 1927. Die redivive Morphologie in der Genetik. Hereditas IX (Festskrift för W. JOHANNSEN 19 $^3/_2$ 27), pp. 405—410.

21. HERZBERG-FRÄNKEL, O. 1925. Faktorenkoppelungen bei Pflanzen. Zschr. ind. Abst. u. Vererbungsl. 38, pp. 324—348.
22. IKENO, S. 1922. Vererbungsversuche über die Blütenfarbe bei *Portulaca grandiflora*. Zschr. ind. Abst. u. Vererbungsl. 29, pp. 122—135.
23. JANSSENS, F. A. 1924. Le chiasmotypie dans les insects. La Cellule 34, pp. 135—349.
24. JOHANNSEN, W. 1923. Some remarks about units in heredity. Hereditas IV, pp. 133—141.
25. — 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. Jena.
26. JONES, D. F. 1917. Dominance of linked factors as means of accounting for heterosis. Genetics 2, pp. 466—479.
27. KUWADA, Y. and SAKAMURA, T. 1926. A contribution to the colloid chemical and morphological study of chromosomes. Protoplasma 1, pp. 239—254.
28. MAVOR, J. W. 1923. An effect of X-rays on crossing over in *Drosophila*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 20, pp. 335—338.
29. MAVOR, J. W. and SVENSSON, J. K. 1924. An effect of X-rays on the linkage of Mendelian characters in the second chromosome of *Drosophila melanogaster*. Genetics 9, pp. 70—89.
29 a. MORGAN, T. H. 1926. The theory of the gene. Yale Univ. Press.
30. MORGAN, T. H. and BRIDGES, C. B. 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carn. Inst., Wash., Pub. 237, pp. 87.
30 a. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. and STURTEVANT, A. H. 1925. The genetics of *Drosophila*. Bibliogr. Gen. 2, pp. 1—262.
31. MULLER, H. J. 1916. The mechanism of crossing over. Amer. Nat. 50.
32. NILSSON-EHLE, H. 1927. Das Verhalten partieller Speltoidmutationen bei Kreuzung untereinander. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen IV). Hereditas IX (Festskrift för W. JOHANNSEN 19 3/2 27), pp. 369—379.
33. PLOUGH, H. H. 1917. The effect of temperature on crossing over. Journ. of Exp. Zool. 24, pp. 147—209.
34. SAKAMURA, T. 1927. Chromosomenforschung an frischem Material. Protoplasma 1, pp. 537—565.
35. SHULL, G. H. 1911. The genotypes of Maize. Amer. Nat. 45, pp. 234—252.
36. STADLER, L. J. 1926. The variability of crossing over in Maize. Genetics 11.
37. STURTEVANT, A. H. 1919. Inherited linkage variations in the second chromosome. Carn. Inst., Wash., Pub. 278, pp. 305—341.
38. SVERDRUP, A. 1927. Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. Journ. of Gen. 17, pp. 221—251.
39. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas VII, pp. 275—386.
40. TEDIN, H. and O. and WELLENSIEK, S. J. 1926. Note on the symbolization of flower-colour factors in *Pisum*. Genetica 7.
41. WELLENSIEK, S. J. 1925. Genetic monograph on *Pisum*. Bibliogr. Gen. 2. 343—476.
42. YULE, U. 1900. On the association of attributes in statistics. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. A, pp. 257—319.

CONTENTS.

		Page
Introduction		1
I.	Material and methods	3
	1. Plant material	3
	2. The crosses	5
	3. Crossing methods	6
	4. Cultural methods	7
	5. Methods of classification and publishing	10
	6. Methods of calculation	13
II.	Some preliminary remarks	17
	1. Identity of factors in different crosses	17
	2. The proof for linkage as the cause of disturbed segregation figures.	23
III.	The germination	24
	1. The germination of the F_2-progenies, sown in 1926	24
	2. The effect of the difference round — wrinkled seeds	26
	3. The effect of the difference tall—dwarf	29
	4. The effect of the difference purple—white flowers	29
	5. The effect of the difference parchment—sugar pods upon the germination	32
	6. The effect of the heterozygosity upon the viability of the seeds	32
IV.	Inheritance of the morphological characters	33
	1. Internode length factors	33
	2. Pod-parchment factors	46
	3. Pod-apex factors	58
	4. Flower colour factors	60
	5. The cotyledone-form factor	63
	6. The cotyledone colour factor	65
	7. Segregation in pod form	66
	8. Summary of the results concerning the heredity of the morphological characters	66
V.	Co-operation of factors for different morphological characters	68
	1. The effect of errors in the classification upon the linkage value	68
	2. *Le* co-operating with *P*	70
	3. *Le* co-operating with *V*	73

Page

4. *Le* co-operating with *Bta* and *Btb* 78
5. *Le* co-operating with *A*, *R*, *I* and *Cp* 82
6. *P* and *V* co-operating with *Bta* and *Btb* 82
7. *P* and *V* co-operating with *A*, *R*, *I* and *Cp* 88
8. Co-operation of *Bta*, *Btb*, *A*, *R*, *I* and *Cp* 88
9. Probability of a linkage between *P* and *V* 89

VI. The result of the different crosses and the linkage groups of the factors studied 90
1. Cross 1. Gj × Ww 90
2. Cross 2. Gj × Gd 91
3. Cross 3. Gj × St 92
4. Cross 4. Gj × EsII 93
5. Cross 5. Gj × Bism 93
6. Cross 6. EsII × Ww 96
7. Cross 7. EsII × Buxb 97
8. Cross 8. EsI × Bism 99
9. Cross 10. Bism × Buxb 100
10. Cross 11. Bism × Gd 101
11. Cross 12. St × Gd 101
12. Cross 13. Ww × Gd 105
13. Cross 14. St × Ww 106
14. Summary of the results of the linkage investigations 107

VII. Linkage and linkage groups in Pisum 110
1. Cases of changing linkage values found by other investigators 110
2. Linkage groups in Pisum 114

VIII. Changing linkage values and our conception of the mechanism of heredity. 129
1. Reports of changing linkage values from investigations with other material than Pisum 129
2. The genetical variation of the linkage values and our conceptions concerning the physical basis of heredity 136

IX. The importance of the variations of linkage values for genetical research work and breeding methods 141
1. Variation of linkage values and genetical research 141
2. Variation of linkage values and the breeding methods 143
3. The variations in linkage values and future investigations concerning the physical basis of heredity 144

X. Summary 146

Literature cited 149

EIN MELANDRIUM-HERMAPHRODIT MIT WEIBLICHEN CHROMOSOMENBESTAND

VON *ERIK ÅKERLUND*
HVILAN, ÅKARP, SCHWEDEN

DIE beiden Arten *Melandrium album* und *rubrum* sind Gegenstand der Untersuchungen mehrerer Zytologen gewesen. Da sie diözisch sind und gute Untersuchungsobjekte darstellen, wurde im Zusammenhang mit dem Auffinden der Geschlechtschromosomen im Tierreiche die Aufmerksamkeit der Zytologen auf sie gelenkt. Seit SYKES und STRASBURGER bei ihnen vergeblich nach Geschlechtschromosomen gesucht haben, fanden Miss BLACKBURN und WINGE sie ungefähr gleichzeitig (1923). Miss BLACKBURN (1924) unterzog sowohl die beiden Arten wie ihre F_1-Bastarden einer eingehenderen zytologischen Prüfung. Sowohl beim Männchen wie beim Weibchen fand sie 11 Autosomenpaare. Das Weibchen besass ausserdem ein Paar Chromosomen, die grösser als die übrigen aber unter einander gleich gross waren, während beim Männchen die beiden Chromosomen dieses Paares sehr verschieden gross waren. Das Material ist seither des weiteren von HEITZ (1925) und MEURMAN (1925) bearbeitet worden.

Alle diese Forscher haben als Untersuchungsobjekt die normal vorkommenden rein eingeschlechtlichen Individuen benützt. Wie bekannt treten aber hin und wieder mehr oder weniger stark ausgeprägte Hermaphroditen auf. Die Vererbungsverhältnisse dieser sind von SHULL (1910, 1911, 1914) und G. und P. HERTWIG (1922) untersucht worden. Diese Untersuchungen haben ergeben, dass es sich hier um umgewandelte Männchen handeln muss. So erhielt z. B. SHULL (1910) bei der Kreuzung zwischen normalen Weibchen und zwei Hermaphroditen, die er als genetische Hermaphroditen bezeichnet, Nachkommen bestehend aus 398 Weibchen, 305 Hermaphroditen und 2 Männchen, während er bei der Kreuzung zwischen normalen Weibchen und zwei anderen Hermaphroditen, die er als somatische bezeichnet, 21 Weibchen, 2 Hermaphroditen und 11 Männchen erhielt. In späteren Arbeiten (1911, 1914) hat er ähnliche Resultate mitgeteilt. Er erhält demnach immer, wenn Hermaphroditen als Männchen verwendet werden, mit normalen Weibchen Nachkommen, die aus Weib-

chen und Hermaphroditen resp. Männchen bestehen (mit einer bemerkenswerten, später erwähnten Ausnahme). Zum gleichen Resultat gelangen auch G. und P. HERTWIG (1922) mit ihrem Material. Als sie normale Weibchen mit Pollen von ihren Hermaphroditen pollinierten, bestanden die Nachkommen aus 263 Weibchen, 236 Männchen und 3 Hermaphroditen.

Der letzte Beitrag zur Zytologie von *Melandrium*, BĚLÁŘ's Untersuchung des Chromosomenbestandes von *Melandrium*-Hermaphroditen, besitzt deshalb ein besonderes Interesse. Er weist dort nach — durch eine Reihe sehr schöner Mikrophotographien illustriert — dass die von ihm verwendeten Hermaphroditen einen deutlich männlichen Chromosomenbestand haben, demnach ein *XY*-Paar, nicht nur in den Pollen- sondern auch in den Embryosackmutterzellen. Hier hat also die zytologische Untersuchung die genetische bestätigt, unter der Voraussetzung dass der Hermaphrodit von BĚLÁŘ denen von SHULL und HERTWIG entspricht, was wohl als wahrscheinlich erachtet werden kann. Die Zytologie scheint sich überhaupt öfter und öfter als ein wertvolles Komplement der Genetik zu erweisen.

Nach der genetischen Literatur zu urteilen dürfte die Möglichkeit des Vorkommens von *Melandrium*-Hermaphroditen, die umgewandelte Weibchen sind, nicht ausgeschlossen sein. SHULL (1914) erhielt beim Pollinieren von normalen Weibchen mit Pollen eines bestimmten Hermaphroditen nur weibliche Nachkommen. Wahrscheinlich hat es sich um ein zytologisch weibliches Individuum mit weiblichem Chromosomenbestand auch in den Pollenmutterzellen gehandelt. Unsicherheit herrscht in bezug auf den Hermaphroditen Nr. 20, *1891* in den Versuchen G. und P. HERTWIG (1922). Dieser gab als Vater benützt ebenfalls ausschliesslich weibliche Nachkommen. Die Verfasser heben angesichts der grossen Anzahl untauglicher Samen hervor, dass hier Pollen verschiedener Art ungleiche Lebensfähigkeit gehabt haben kann, weshalb sie diesen Hermaphroditen für ein umgewandeltes Männchen halten. Diese Erklärung könnte ja auch für den oben erwähnten Hermaphroditen von SHULL Gültigkeit besitzen, wenngleich man aus seinem Bericht in dieser Hinsicht keinen Schluss ziehen kann. In beiden diesen Fällen würde eine zytologische Untersuchung von grossem Werte gewesen sein.

Die bisher zytologisch untersuchten *Melandrium*-Formen sind demnach reine Männchen und Weibchen sowie männliche Hermaphroditen gewesen. Mit einem weiblichen Hermaphroditen würde die Serie vollständig sein. Die in der genetischen Literatur näher beschrie-

benen Hermaphroditen haben entweder eine rein intermediäre Stellung (SHULL ?, BĚLAŘ) eingenommen oder haben in ihrem Habitus männliches Gepräge aufgewiesen (HERTWIG). Eine Ausnahme besonderer Art bilden die durch einen Angriff von *Ustilago violacea* zu Hermaphroditen umgewandelte Weibchen. Die Natur dieser letzteren ist indessen nicht klargelegt. Soweit mir bekannt, ist bisher an ihren Antheren noch kein fertiler Pollen beobachtet worden, auch sind sie zytologisch nicht näher untersucht worden. DONCASTER (1912) hat in ihnen allerdings Pollenmutterzellen gefunden, er teilt aber über diese nichts näheres mit, sodass man nicht weiss, ob sie sich zu teilen begonnen hatten oder überhaupt wie weit sie in ihrer Entwicklung gekommen sind.

Im verflossenen Sommer (1926) fand ich in einer Linie von *Melandrium rubrum,* erhalten von Individuen aus dem Buchenwald bei Torup in Schonen, ein Weibchen mit deutlichen wenn auch schwach entwickelten Staubblättern. Diese waren nur wenige mm lang und am oberen Ende mit kleinen, verkümmert oder eingetrocknet aussehenden Staubgefässen versehen. In einigen Blüten waren jedoch die Staubgefässe angeschwollener und gerundeter, obgleich fortwährend viel kleiner als die normalen. Bei einigen der übrigen Weibchen der gleichen Linie waren die kleinen Zäpfchen, die man bei *Melandrium*-Weibchen oft an der Basis des Fruchtknotens vorfindet und die offenbar eine Tendenz zur Ausbildung von Staubgefässen bezeichnen, mehr als normal ausgezogen; mitunter zu fadenförmigen Gebilden. Weitere Individuen mit Staubgefässansatz wurden aber nicht angetroffen. Die aus dem Buchenwald von Torup eingepflanzte Mutterpflanze der in Rede stehenden Linie, übrigens eine ausserordentlich breitblättrige Pflanze, hatte diese Zäpfchen auch gut entwickelt. Die Geschlechtsverteilung der aus 87 Individuen bestehende Linie war 30 Männchen und 57 Weibchen.

Von dem hermaphroditisch ausgebildeten Weibchen wurden Blütenknospen genommen, als Ganze in CARNOY's Essigsäure-Alkohol fixiert und dann ung. zwei Monate in 70 %-igem Alkohol aufbewahrt. Das Material wurde 7,5 μ dick geschnitten und die Schnitte mit HEIDENHAIN's Eisenhæmatoxylin gefärbt. Die Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat von ABBÉ ausgeführt. In den Figuren beträgt die Vergrösserung c:a 2,000.

Leider wurde nicht sonderlich viel Material eingesammelt und die Fixierung fiel gar nicht ideal aus. Doch wurden bei der Untersuchung der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen die beiden *X*-Chro-

mosomen aufgefunden. Fig. 1 *a* und *b* zeigt eine Embryosackmutterzelle in zwei aufeinander folgenden Schnitten nach der Auflösung des Kernes und der Ansammlung der Chromosomen in einer Kernplatte. Man kann alle Chromosomen sehen. Ein Chromosomenpaar ist deutlich grösser als die übrigen und bildet einen Ring, eine Erscheinung die beim *Melandrium*-Weibchen ziemlich häufig vorzukommen scheint (vgl. MEURMAN, 1925).

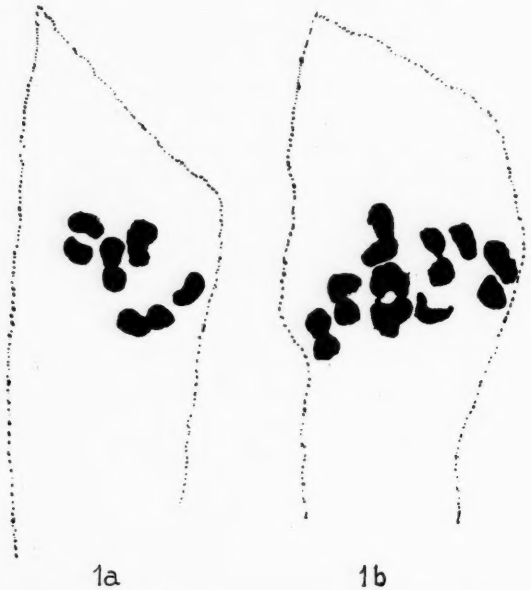


Fig. 1. *Melandrium rubrum* ♀. *a* und *b*: Embryosackmutterzelle in zwei auf einander folgenden Schnitten. Übergang zur heterotypischen Metaphase. (× c:a 2000.)

Nun galt es das Vorhandensein von zwei *X*-Chromosomen in den Pollenmutterzellen festzustellen.

Nachdem alle fixierten Blütenknospen verschiedener Grösse geschnitten waren, zeigte es sich, dass die Staubgefässe in den meisten Schnittserien mitgekommen waren. Bei der Untersuchung der Staubgefässe erhielt man den Eindruck, dass die Reduktionsteilung verspätet war. Die Reduktionsteilung erfolgte in der gleichen Blütenknospe ungefähr gleichzeitig in Pollen- und Embryosackmutterzelle, während beispielsweise bei den nahestehenden *Silene*-Arten der Pollen in der Entwicklung weit voraus ist. Die Antheren waren allerdings

sehr klein und die Pollenmutterzellen hatten sich, als die Teilung erfolgte, noch nicht voneinander losgelöst. Während der Reduktionsteilung kam es zu Störungen.

In der Diakinese konnte deutlich ein *X*-Chromosomenpaar beobachtet werden. Die beiden *X*-Chromosomen schienen das gleiche Aus-

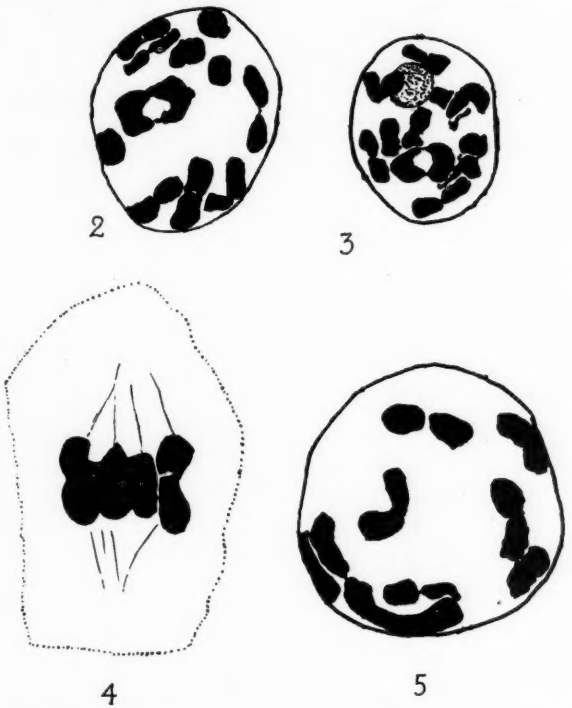


Fig. 2—5. *Melandrium rubrum*. 2—4 ♀, 5 ♂. 2 und 3: Pollenmutterzellenkerne. Diakinese. 4: Pollenmutterzelle. Metaphasenplatte. 5: Pollenmutterzellenkern. Diakinese. Das *XY*-Paar tritt deutlich hervor. (× c:a 2000.)

sehen zu haben wie in den Embryosackmutterzellen. Auch hier hängten sie meistens mit den beiden Enden zusammen, indem sie einen Ring bildeten, der deutlich dem eben erwähnten Ring in den Embryosackmutterzellen glich (Fig. 2 und 3 verglichen mit Fig. 1 *b*). Die Ähnlichkeit mit dem *X*-Chromosomenpaar bei normalen Weibchen ist auffallend (vgl. MEURMAN und HEITZ).

Die Metaphasestadien waren ziemlich schlecht fixiert; man konnte

aber auch hier die beiden *X*-Chromosomen unterscheiden (Fig. 4). Ein späteres Stadium als die heterotypische Teilung konnte nicht aufgefunden werden.

Die Untersuchung hat demnach gezeigt, dass der in Frage stehende Hermaphrodit einen rein weiblichen Chromosomenbestand hatte, und ich kann über ihn das gleiche sagen, was BĚLÁŘ über den von ihm untersuchten geschrieben hat — nur müssen die Geschlechtsbezeichnungen vertauscht werden —: Der untersuchte *Melandrium*-Hermaphrodit dürfte also eigentlich als *ein Weibchen* zu betrachten sein, dessen *männliche* Potenz neben der *weiblichen* aktiviert worden ist. Er hat aus diesem Grunde sein besonderes Interesse, obgleich er nicht wie der von BĚLÁŘ beschriebene Hermaphrodit eine reine Zwischenform darstellt, sondern sich schon in seinem Äusseren sehr stark weiblich betont zeigt. (Unter anderem hatte er guten und reichen Samenansatz, aber mit einer bemerkenswerten Anzahl leerer Samen.)

Bei der mikroskopischen Untersuchung des Staubgefässinhaltes, die im verflossenen Sommer vorgenommen wurde, konnte kein Pollen beobachtet werden. Versuche mit diesen Staubgefässen zu pollinieren führten auch zu keinem Resultat. Wegen des grossen theoretischen Interesses, das mit dem Erhalten von fertilen Pollen von einem Hermaphroditen der hier besprochenen Art verknüpft ist, werde ich mit noch grösserem Eifer nach solchem suchen, besonders da die beobachteten Reduktionsteilungen auf die Möglichkeit des Vorkommens von ausgebildeten Pollenkörnern schliessen lassen. Es wäre ganz gewiss von Bedeutung bei den Pflanzen eine Parallele zu den Resultaten zu finden, die man bei der Verwendung von Spermazellen von hermaphroditen Fröschen erhalten hat. Bei der Verwendung solcher Spermazellen zur Befruchtung wurden nur Weibchen erhalten, woraus hervorgeht, dass diese Hermaphroditen weiblichen Chromosomentypus hatten. Der hier besprochene *Melandrium*-Hermaphrodit hat sich sozusagen a priori als weiblicher Chromosomentypus erwiesen; sein Pollen sollte demnach mit normalen Weibchen oder mit dem Hermaphroditen selbst ausschliesslich Weibchen ergeben. SHULL hat schon im Jahre 1912 diese Möglichkeit in bezug auf die *Ustilago*-infizierten Weibchen hervorgehoben.

An dieser Stelle erlaube ich mir Dozent A. HÅKANSSON für sein Entgegenkommen und seine stete Bereitwilligkeit mir bei der Einführung in die Arbeitsmethoden der Zytologie behilflich zu sein, meinen

ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Professor H. KYLIN danke ich für das freundliche Überlassen eines Arbeitsplatzes im Botanischen Institut zu Lund.

Institut für Vererbungsforschung, Svalöf, im Februar 1927.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BĚLÁŘ, K. 1925. Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Bd. 39.
2. BLACKBURN, K. B. 1923. Sex chromosomes in plants. — Nature 112.
3. — 1924. The cytological aspects of the determination of sex in the dioecious forms of *Lychnis*. — Br. Journal of Exp. Biol. 1.
4. DONCASTER, L. und SHULL, G. H. 1912. Hermaphrodite females in *Lychnis*. — Science, N. S. 36.
5. HEITZ, E. 1925. Beitrag zur Cytologie von *Melandrium*. — Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. E. Bd. 1.
6. HERTWIG, G. und P. 1922. Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*. Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Bd. 28.
7. MEURMAN, O. 1925. The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. — Soc. Scient. Fennica. Comm. Biol. Tom. II. 3.
8. SHULL, G. H. 1910. Inheritance of sex in *Lychnis*. — Bot. Gazette. Vol. 49.
9. — 1911. Reversible sex-mutants in *Lychnis dioica*. — Bot. Gazette. Vol. 52.
10. — 1914. Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Bd. 12.
11. WINGE, Ö. 1923. On sex-chromosomes, sex-determination and preponderance of females in some dioecious plants. — C. R. Trav. Labor. Carlsberg. Tom. 15.

THE CHROMOSOMES OF THREE DELPHINIUM-SPECIES

BY *K. TJEBBES*

BEET RESEARCH STATION OF THE SWEDISH SUGAR COMPANY AT HILLESHÖG, LANDSKRONA, SWEDEN

IN the older days of cytology, when the near relation between chromosomes and genetical phenomena had not yet been established, much more attention was paid to the life history of the chromosomes, their development from the chromatine network of the nucleus, their arrangement in equatorial discs, spindles and other kinetic figures, than to their numbers and shapes. Many outstanding cytological papers during the period of the first 15 years of the 20th century display a remarkable completeness and accurateness in such details, but do not mention the number of chromosomes of the organisms investigated, or they give an erroneous chromosome number. Very often, indeed, the authors seem to judge the chromosome number as a question of subordinate interest.

It is, therefore, no wonder, that, in the well-known lists of TISCHLER (1921—22; 1927), GAISER (1926) and others, we find chromosome numbers that in many cases do not prove correct when controlled by later countings by modern methods.

In connection with my genetical work on some species of the genus *Delphinium*, the results of which will be published later on, I found it necessary to find the chromosome numbers of the species used. The only chromosome number in *Delphinium* mentioned in GAISER's and previous lists [the new list of TISCHLER (1927) had not yet appeared when I began to study *Delphinium* in 1925—26] was N = 12 for *Delphinium Ajacis*. This number has been found by OVERTON (1893 *a* and *b*), OSTERWALDER (1898) and VON BOENICKE (1911), but when I saw the first slides with *Ajacis*-pollen mother-cell maturation figures I was convinced, that the number 12 haploid must be much too high.

Careful counts made during last winter on material fixed in the summer of 1926, showed that in *Delphinium Ajacis, D. Consolida* and *D. nudicaule* the haploid chromosome number is N = 8, all my counts being made in pollen mother-cell reduction divisions.

In *Delphinium Ajacis* I was also able to count the diploid chromosome number in equatorial discs of vegetative mitoses, and found $2N = 16$. Investigations are still going on in other species of *Delphinium*.

In the meantime the new list of TISCHLER (1927) was published, giving chromosome numbers for *Delphinium Consolida* (8), *D. Staphisagria* (8) and *D. fissum* (16) published by HOCQUETTE in 1922. HOCQUETTE'S paper, which I had not seen before, gives only diploid numbers. His results on *D. Consolida* confirm my counts on the same species. For *D. Ajacis* the new TISCHLER list gives only the old erroneous number 12 published by VON BOENICKE (1911).

As mentioned before I made my counts on pollen mother-cell maturation stages. The material was fixed in CARNOY'S fluid during one hour, washed in alcohol 96 %, stored in alcohol 70 %, imbedded in paraffine, cut on a Reichert-Minot microtome at 7 or 8 mikron and stained in haematoxyline, HEIDENHAIN'S iron or DELAFIELD'S. The DELAFIELD method of staining, despised by many cytologists, gives good results in many cases where the HEIDENHAIN method falls short, because the colour is more transparent. Two modifications of the DELAFIELD method were practised in my laboratory. The stain was always prepared according to the formula given by CHAMBERLAIN, but the differentiation was modified in certain cases:

a. The slides were differentiated in 85 % alcohol with HCl, but were *not* treated with water or weak alcohol afterwards; only 96 % alcohol being used for the washing.

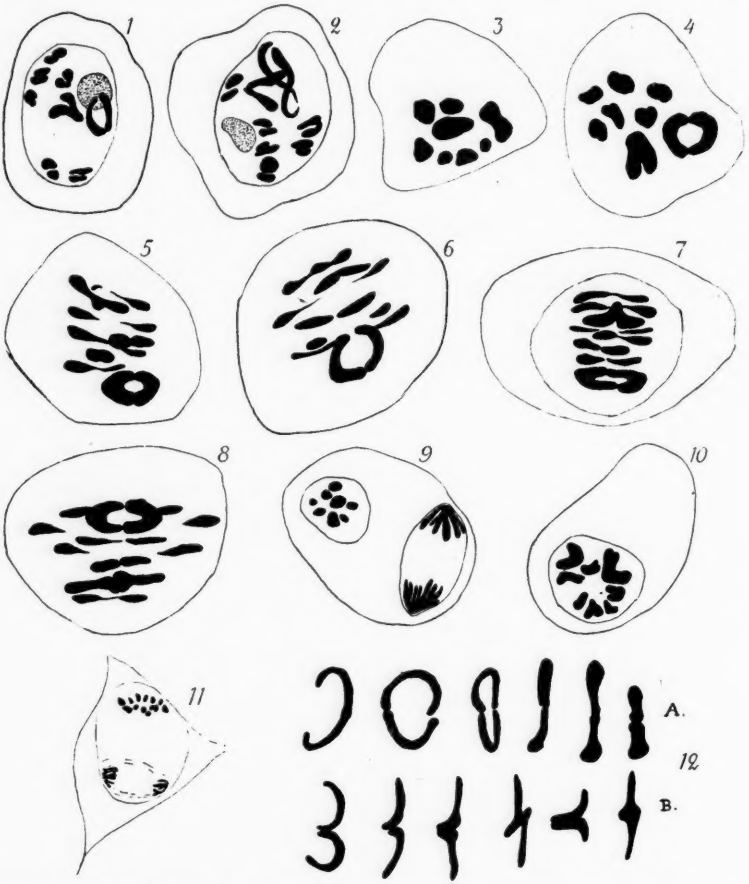
b. The differentiating was begun in 85 % alcohol with HCl (very little) and finished in 85 % alcohol with 3 % of picric acid. Washing as usual.

The *a*-method makes it possible to keep the red-purple, a very transparent colour, in the chromosomes, allowing a chromosome that lies across another one to be seen through it. At the same time this colour is very different from the mauve colour attained by the cytoplasm.

The *b*-method gives a non-transparent staining, but nearly all colour is extracted from the nucleolus, which may be of great use.

As to the size and shape of the chromosomes there are only slight differences between the three species. All the chromosomes are large and can easily be discerned with weak optic systems (× 500, f. i.), but in all three species two of the chromosome pairs are much larger than the other six. Of these six two are usually smaller than the rest, but this difference is not very striking.

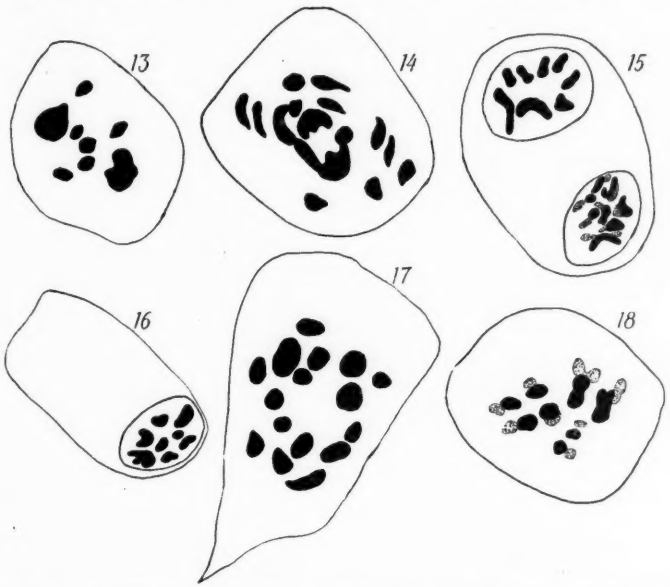
The two large chromosome pairs differ from the rest not only by their size but also by their shape. Already in the diakinesis they



Figs. 1—12. *Delphinium Consolida;* pollen mother-cell maturation divisions. — 1—2: Diakinesis. 3—4: Metaphase of the heterotypic division. 5—8: Anaphase of the heterotypic division. 9—11: Diverse phases of the homoeotypic division. 12 *A* and *B:* The two large chromosome pairs; their shape in six different meta-anaphases. (Figs. 1—10 × 1300, Fig. 11 × 800, Fig. 12 × 1800.)

are recognizable, but their most characteristic shape is to be seen in the meta- and anaphase of the first division. In *D. Consolida* one of the large chromosome pairs has the shape of a double U or nearly a

circle. Seen laterally it looks like a dumb-bell. The two U-shaped partners face each other by the concave side, keeping in touch with each other at both ends for a long time after the other pairs have separated, and eventually letting loose at both ends simultaneously. The other large chromosome pair consists of two slightly curved, sausage-shaped chromosomes; here the partners keep together in the



Figs. 13—16. *D. Ajacis;* pollen mother-cell maturation divisions. 13: Metaphase of the heterotypic division. 14: Anaphase of the heterotypic division. 15—16: Phases of the homoeotypic division. 17: *D. Ajacis;* equatorial disc of a vegetative mitose. 18: *D. nudicaule;* metaphase of the heterotypic division. (Fig. 14 × 1600, 17 × 1800, the other figs. × 1300.)

opposite way. They separate first at one end, and turn their convex sides, at the other end, towards each other. The resulting figure is a slanting cross with two long and two short arms, or, seen sideways, a bar with one or two projecting parts in the middle. Chromosomes of this type are mentioned by FRANCK (1911) for *Helleborus viridis.* In *D. Ajacis* the partners of the first large pair are often less curved; their shape is that of a C. In this species the other large chromosome pair does not correspond with the description given above. Here the partners are three-cornered and usually face each other by their concave sides.

In *D. nudicaule* the differences in size are striking, but the characteristic shapes of the two large chromosome pairs are not so prominent.

In the anaphase of the second division all the chromosomes become V-shaped with very long legs. In polar views and transverse cuts one is often inclined to count more than 8 chromosomes, there being visible from 9 to 12 or more definite coloured patches. This is perhaps the reason, why VON BOENICKE and others have described 12 chromosomes in *D. Ajacis;* they really saw 9—12 corpuscles, and the predilection that many authors showed, in the earlier days, for the chromosome number 12 has also probably played a part.

No irregularities in the cytological details were found, except the occurrence of abnormal sterile anthers in *D. Ajacis*. In these anthers no tapetum was present: the tissue showed cell divisions of the vegetative type, but some of the details resembled maturation divisions. Material containing such anthers is now being studied extensively and particulars will be given in another article.

LITERATURE CITED.

1. BOENICKE, L. VON. 1911. Zur Kenntniss der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 29, S. 59.
2. FRANCK, W. J. 1911. Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Dissertatie Delft. blz. 142.
3. GAISER, L. O. 1926. A List of Chromosome Numbers in Angiosperms. Genetica, Dl. VIII, blz. 401.
4. HOCQUETTE, W. 1922. Comptes Rendus Soc. Biol., Vol. 87, p. 1301. (Quoted by TISCHLER 1927, the original paper not read by the author.)
5. OSTERWALDER, A. 1898. Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, Bd. 85, S. 254.
6. OVERTON, E. 1893 a. Über die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschrift Naturf. Gesellschaft Zürich, Bd. 38, S. 169.
7. — 1893 b. On the Reduction of the Chromosomes in the Nuclei of Plants. Annals of Botany, Vol. 7, p. 139.
8. TISCHLER, G. 1921/22. Allgemeine Pflanzenkaryologie; in: LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2. Berlin.
9. — 1927. Pflanzlische Chromosomenzahlen; in: Tabulae Biologicae, Bd. IV.

THE ALBINO FACTOR IN THE SAMOJEDE DOG

BY *K. TJEBBES* AND *CHR. WRIEDT*
LANDSKRONA (SWEDEN) AND SKI (NORWAY)

MODERN genetical research and laudable co-operation of scientists have revealed homologous series of allelomorphs in animals and plants which have aroused considerable interest. We do not only mean the classical investigations on *Drosophila,* but also the homologous series found in mammals. Here the albino series was the first to become an object of research and it is still the series that is most profoundly investigated. As far as we know, SEWALL WRIGHT (1915) was the first to draw a parallel between the diverse types of albinism in rabbits and other rodents.

According to the definition given by SEWALL WRIGHT (1925) albinism is a reduction of colour intensity in all the parts of the body that carry pigment, but chiefly in the skin, the fur and the eyes. It extends over all kinds of pigment.

It seems, however, that albinism has a more drastic effect on red pigment than on black. According to CHR. WRIEDT's (1918) publications on *horses,* it appears that when the animals are heterozygous for albinism the red pigment is strongly reduced, but the black remains unaltered. In *cavies,* SEWALL WRIGHT (1925) has succeeded in identifying a series of not less than five allelomorphs, all belonging to the albino group, that reduce the red and black pigments in various ways.

In *rabbits,* CASTLE (1924 a, b and 1925) and some other authors have proved the existence of 4 allelomorphs in the albino series; in *rats* and *mice* similar series have been described. In *cats* (TJEBBES, 1924) we know only 2 albino allelomorphs, *viz.* full pigmentation and the Siamese reduction; the dominant white cats do not belong to the albino series. In *horses* we know the albino and the above mentioned heterozygous intermediate type.

In *dogs,* SEWALL WRIGHT (1918) has proved (based on data published by PEARSON, NETTLESHIP and USHER 1913) that here there also exists at least one factor that belongs to the albino group. From the results of PEARSON, NETTLESHIP and USHER's experiments it would

appear that the albinotic dogs show a great resemblance to the lowest (most albinotic) classes of albinotic guinea-pigs and also to albino horses. Their hybridization experiments do not give a definite answer to the question of the influence of the albino factor upon red pigment. They crossed albino *Pekinese* with black *Toy Pomeranian,* and the homozygous albinoes that carried black, showed a greatly reduced black, the F_2 giving 6 black, 1 albino white, 1 »red sable» and 1 »lilac» or »slate brown».

In another race (the *Samojede*), a colour that shows a great resemblance to albinism occurs in the prevalent white individuals. The white silky fur of these animals gives the impression of being homogeneous white, but on the ears and very often on other parts of the body (*i. e.* on the back near the tail and chiefly on the extremities) the colour is not white. When the fur is short clipped and very clean, or when the dog is wet, these parts show a pale dirty yellow, caused by the occurrence of a relatively small number of brown pigmented hairs amongst the white. Exceptionally, *Samojede* dogs with a clear pale brown colour on the parts mentioned occur. We saw also a *Sheep Dog*-albino with accurately the same colour distribution. The nose is not a homogeneous black, but greyish black, with apparently reduced pigmentation. Even the eye pigments have undergone reduction, though not very pronouncedly. The toes are not usually pigmented, but should this occur, it is only very slightly.

A Norwegian fancier informed us, that a cross of a black *Chow Chow* female with a *Samojede* male had given one self coloured black and two self coloured pale chamois puppies; the latter ones were black on the inner side of the mouth.

This fact makes it probable that in the *Samojede* dogs an albino factor may be present that in its action resembles the albino factor in *horses,* in so far as it also reduces red pigment in heterozygous forms. Very probably the black *Chow Chow* (that must have been heterozygous for black) carried recessive red. The combination Samojede factor + recessive red has also given chamois in another cross that will be mentioned below.

The general interest, even from a theoretical point of view, of the genetical behaviour of albinoes has caused us to start a series of experiments with *Samojede* dogs. In the following lines we will give a short preliminary account of the first results obtained. These results refer to two crosses.

In the first cross the female was a wild coloured *Alsatian Sheep*

Dog very clearly showing black and tan. She was heterozygous for the factor that changes ringed (agouti) hairs into self coloured black ones, as she, in an earlier experiment, had thrown black and tan puppies. This female was crossed with a *Samojede* male and gave five young: two black females with small white markings on the legs and on the breast, and three black males with wild coloured hairs on the belly and on the inner side of the leg, and also white markings. This result is not very decisive, but it indicates that the *Samojedes* may carry a cryptome black, which, when activated, is epistatic over the Samojede »white», and also that the *Samojede* male in our experiment carries self colour as a dominant over black and tan. The *Samojede* compares, to a certain degree, with the *Siamese Cats* that, when crossed with wild type colour (tabby), also give dominant self black (TJEBBES, 1924).

The other experiment was started in order to study the influence of the Samojede factor on recessive red. We crossed a *Samojede* female with a hybrid male from a cross between a *Brindled Boxer* × *Norwegian Dunker Hound*. This male has been used by us in other experiments, and we therefore know his genetical constitution in many respects. He is a heterozygote for brindling and carries recessive red. This cross gave only three pups, one brindled and two of a pale chamois colour (a greyish buff). The brindled puppy was obviously reduced in its red parts, but its black had not been reduced at all. The two chamois coloured puppies showed slight variation in colour, one being somewhat more greyish than the other; we also found a small number of spread self coloured black hairs and some others with buff and black in zonal arrangement. Traces of red were also present in the fur of these puppies, but very pale, much paler than in dilute red *Boxers* (so called *Fawn Boxers*).

The results of these two crosses, together with the communications of the fancier mentioned above, are still rather incomplete. They will, however, be completed by further experiments, and a full account will be given later. Meanwhile we draw the following conclusions:

1. The factor causing *Samojede* colour in dogs belongs to the albino series.

2. Corresponding to the albino factor in *horses*, it reduces, in the heterozygotes, the red pigment, when present, but not the black.

3. *Samojede* dogs may carry a cryptome dominant homogeneous black.

LITERATURE CITED.

1. CASTLE, W. E. 1924 a. On the Occurrence in Rabbits of linkage in Inheritance between Albinism and Brown Pigmentation. Nat. Acad. of Sciences, Vol. 10, December 1924, no. 12.
2. — 1924 b. Some Varieties of White Rabbits Journal of Heredity, Vol. XV, May 1924, no. 5.
3. — 1925. Heredity in Rabbits and Guinea-Pigs. Bibliographia Genetica, Vol. I, pag. 419.
4. PEARSON, K., NETTLESHIP, E., and USHER, C. H. 1913. A Monograph on Albinism in Man, Part I, II, IV. London, Dulau & Co.
5. TJEBBES, K. 1924. Crosses with Siamese Cats. Journal of Genetics, Vol. XIV, p. 355.
6. WRIEDT, CHR. 1918. Albinism i hester; I, Borkete, hvitborkete og gule. Tidsskr. for det Norske Landbruk, 10, p. 396.
7. WRIGHT, SEWALL. 1915. The Albino Series of Allelomorphs in Guinea-Pigs. Amer. Nat. 49, p. 140.
8. — 1918. Color Inheritance in Mammals IX. The Dog. Journ. Heredity, 9, p. 87.
9. — 1925. Factors in the Albino Series in Guinea-Pigs. Genetics, 10, p. 223.

DIE BEFRUCHTUNGSERSCHEINUNGEN DER ANGIOSPERMEN

EINE MONOGRAPHISCHE ÜBERSICHT

VON *K. V. OSSIAN DAHLGREN*
UPPSALA

I. EINLEITUNG.

UM die Jahrhundertwende sind drei bemerkenswerte Entdeckungen von grösster Bedeutung für die Vererbungswissenschaft gemacht worden: die Wiederentdeckung der Mendelschen Spaltungsgesetze von DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK, die zytologische Klarlegung der Ooapogamie durch die beiden Schweden JUEL und MURBECK und schliesslich der Nachweis der sog. doppelten Befruchtung bei den Angiospermen von NAWASCHIN und GUIGNARD. Durch das Feststellen der letztgenannten Tatsache, d. h. die Verschmelzung des einen der zwei Spermakerne des Pollenschlauches mit dem Eikern und des anderen mit einem der Polkerne oder deren Verschmelzungsprodukt, dem primären Endospermkern, wurden mit einem Mal die Bastardendosperme, diese bisher rätselhaften Erscheinungen, verständlich.

Für einen Vererbungsforscher ist die Kenntnis der Befruchtungsverhältnisse bei den Phanerogamen natürlich sehr wichtig. Es liegt ausgedehnten Gebietes vor. Sowohl als embryologischer Forscher wie bis jetzt aber noch keine moderne monographische Darstellung dieses als experimentell arbeitender Genetiker tätig, habe ich es deshalb als eine Pflicht betrachtet mich nicht der mühsamen Arbeit entziehen zu suchen in gedrängter und übersichtlicher Form eine Zusammenstellung der reichen und weit zerstreuten Literatur auf diesem Gebiete zu schaffen. Bei der Behandlung der doppelten Befruchtung habe ich natürlich auch auf die genetische Literatur über das Phänomen der Xenien eingehen müssen. Nur die sexuelle Fortpflanzung wird behandelt; die apogame Vermehrung soll nur beiläufig erwähnt werden.

II. ÜBER DIE POLLENSCHLÄUCHE.

1. WACHSTUMSGESCHWINDIGKEIT DER POLLENSCHLÄUCHE.

Dieses Thema wollen wir hier nur ganz kurz behandeln, da es eigentlich nicht in den Plan dieser Abhandlung gehört. Die Zeit, die

zwischen Pollination und Befruchtung vergeht ist sehr verschieden, was aus den Beispielen, die von COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 17) angeführt werden, hervorgeht, wo das Intervall zwischen *mehreren Monaten und einigen Tagen* schwankt. Einen bemerkenswert schleunigen Verlauf habe ich bei *Lactuca muralis* (DAHLGREN 1918, S. 108) konstatiert, wo schon sechseinhalb Stunden nach der künstlichen Pollination die erste Teilung des primären Endospermkerns stattfindet. Bei *Statice bahusiensis* fand ich (DAHLGREN 1916, S. 61) Spermakerne im Embryosack bei Blüten, die am Morgen aufgeblüht waren und am Mittag fixiert wurden. Bei *Convolvulus arvensis* fand PETERS (1908, S. 51) Befruchtungsstadien am Abend desselben Tages, an dem sich die Blüte geöffnet hat, und WEINSTEIN (1926) beobachtete bei *Phaseolus vulgaris* Pollenschläuche im Embryosack schon nach 8—9 Stunden. Ich beschränke mich auf diese wenigen Beispiele für verhältnismässig kurze Zeit zwischen Pollination und Befruchtung. Hier Alles anzuführen, was über die Zeit bekannt ist, die der Pollenschlauch bei verschiedenen Pflanzen benötigt um die Samenanlage zu erreichen, würde ein gar zu grosses Abweichen von dem eigentlichen Thema bedeuten. Die Temperatur übt natürlich einen grossen Einfluss auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche aus, was u. a. SHIBATA (1902 b) experimentell studiert hat. Im Juli fand MARTIN (1914, S. 157) bei *Trifolium pratense* dreizellige Embryonen schon nach 18 Stunden, aber im Oktober war die doppelte Zeit oder mehr für das Zustandekommen der Befruchtung erforderlich. Bekanntlich können auch andere Verhältnisse beträchtlich auf die Wachstumsgeschwindigkeit einwirken, wie Selbst- und Kreuzungssterilität gewisser Sippen (was EAST und andere analysiert haben), Heterostylie (z. B. fand STEVENS [1912] schon 18 Stunden nach legitimer Pollination dreizellige Embryonen; bei illegitimer Pollination aber erst nach 72 Stunden einige wenige Pollenschläuche »extending nearly to the egg») und Zertationsphänomene infolge wechselnder genetischer Konstitution oder Alter des Pollens (wie CORRENS in mehreren Abhandlungen für *Melandrium* [z. B. 1917 und 1924] und *Rumex acetosa* [1922] sowie auch HERIBERT-NILSSON [1923] für *Oenothera Lamarckiana* gezeigt haben).

JONES (1924, S. 219) fand in Übereinstimmung mit CORRENS' älteren Beobachtungen, dass selbstbestäubte F_1-Pflanzen von Maisbastarden (popcorn $\times$ sweetcorn) weniger Individuen des rezessiven Zuckermaistypus lieferten als zu erwarten war (5,2 Dominanten auf 1 Rezessiven). Rückkreuzungen in beiden Richtungen mit dem rezes-

siven Typus gaben jedoch das Verhältnis 1 : 1. Bei Rückkreuzung mit homozygotischen Dominanten als Mutterpflanzen erschienen 353 Homo- und 88 Heterozygoten. Es ist also ersichtlich, dass vegetatives Gewebe mit dem dominierenden Faktor (es sei homo- oder heterozygotisch) allein hemmend auf die Wachstumsgeschwindigkeit der rezessiven Pollenschläuche wirkt. — Eine andere interessante Beobachtung wird von KEARNEY und HARRISON (1924, S. 329) für *Gossypium* mitgeteilt. Bei gleichzeitiger Pollination mit eigenem Pollen der Art und einer Varietät werden etwa 75 % der Nachkommenschaft den Mutterpflanzen ähnlich. Allein wächst jedoch der fremde Pollen eher schneller als der arteigene (l. c., S. 336), weshalb die selektive Befruchtung auf einen hemmenden Einfluss beruhen muss, der von dem arteigenen Pollen ausgeht, und nicht direkt durch Wirkung des Gynaeceums. Die angeführten Beispiele mögen genügen. Hier Alles über die Einwirkung verschiedener Verhältnisse auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zusammenzustellen, würde eine besondere Abhandlung erfordern.

2. APOGAME ENTWICKLUNG DURCH POLLENSCHLÄUCHE INDUZIERT.

Es ist ja wohlbekannt, dass die Pollenschläuche eine gewisse Reizwirkung ausüben, so dass z. B. die Blütezeit durch Verhindern der Pollination verlängert, oder die Entwicklung der Samenanlagen, ja selbst der Embryonen durch die Keimung des Pollens induziert werden kann. Die Verhältnisse bei drei sich apogam fortpflanzenden Pflanzen sind von einem gewissen Interesse. Bei der Orchidee *Zygopetalum Mackayi*, mit *Odontoglossum crispum* polliniert, hat SUESSENGUTH (1923, S. 18) konstatiert, dass Schläuche nur wenig zwischen die Samenanlagen eindrangen und nie in die Mikropyle. Eine Befruchtung ist also ausgeschlossen, aber trotzdem wird die Eizelle, wie zuweilen auch andere Zellen, durch die Pollenschläuche dazu stimuliert sich zu einem Embryo zu entwickeln. Hierin liegt also die Erklärung der schon lange bekannten Erscheinung, dass matrokline »Bastarde» mehrmals durch Pollination von *Zygopetalum* mit anderen Arten erzielt worden sind. MURBECK konnte bei *Alchemilla arvensis* den Pollenschläuchen bis zum Embryosack folgen und schloss daraus, dass sich diese Pflanze, im Gegensatz zu anderen von ihm untersuchten Arten derselben Gattung, auf sexuellem Wege fortpflanzt. Später hat jedoch BÖÖS (1924) gezeigt, dass auch *Alchemilla arvensis*, trotz des

regelmässigen Anlangens der Pollenschläuche zum Embryosack apogam ist.

Von ganz besonders grossem Interesse sind die Beobachtungen von PACE (1913) über *Atamosco (Zephyranthes) texana.* Bei dieser Pflanze ergiesst der Pollenschlauch seinen Inhalt in den Embryosack; der eine Spermakern verschmelzt mit den Polkernen, und der andere dringt in das Ei ein und kommt zuweilen auch dazu im Kontakt mit dem Kern desselben zu liegen. Alles scheint also normal vor sich zu gehen, aber trotzdem in etwa 600 Embryosäcken ein Spermakern im Ei gefunden worden ist, war nie eine Verschmelzung mit dem Eikern zu beobachten, sondern der männliche Kern degenerierte während der Teilung des Eies. In den drei erwähnten Fällen liegt eine apogame Entwicklung vor, die aber durch den Pollenschlauch ausgelöst werden dürfte, von dessen Beihilfe sich jedoch die drei Pflanzen in verschiedenem Grade emanzipiert zu haben scheinen.

3. MEHRERE POLLENSCHLÄUCHE KÖNNEN IN DEN EMBRYOSACK EINDRINGEN.

In der Regel tritt nur ein Pollenschlauch in die Mikropyle ein und ergiesst seinen Inhalt in den Embryosack, aber es sind verschiedene Fälle beobachtet worden, wo zwei oder mehr eindringen. Von diesen mag hier als Beispiel *Elodea canadensis* (WYLIE 1904, S. 16) angeführt werden weiter *Vallisneria spiralis* (WYLIE 1923), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914, S. 415), *Iris sibirica* (DODEL 1891, S. 168), *Juglans regia* und *J. nigra* (KARSTEN 1902, Fig. 21; NAWASCHIN u. FINN 1913, S. 10), *Santalum album* (STRASBURGER 1878, S. 60), *Myosorus minimus* (TCHERNOYAROW 1915), *Rumex verticillatus* (FINK 1899, S. 147), *Reseda lutea* (GUIGNARD 1900 b, S. 158), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 49), *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, S. 18), *Hippuris vulgaris* (JUEL 1911, S. 18), *Erythraea centaurium* (STOLT 1921, S. 32), *Statice bahusiensis* (DAHLGREN 1916, S. 60). Unter den erwähnten Pflanzen sind bei *Elodea*, *Myricaria* und *Statice* sogar drei Pollenschläuche gleichzeitig beobachtet worden. Bei den *Juglans*-Arten dringen normal mehrere Pollenschläuche in den Embryosack hinein.

4. ZWEI FÄLLE WO SICH DIE BEIDEN SPERMAKERNE NACH ANGABE AUF VERSCHIEDENE ZWEIGE DESSELBEN POLLENSCHLAUCHES VERTEILEN.

Verzweigung des Pollenschlauches ist bei gewissen Pflanzen oft beobachtet worden. Es liegt für mich kein Grund vor hier näher auf

diese Sache einzugehen, sondern ich beschränke mich auf das Erwähnen zweier Fälle, wo nach Angabe die beiden Spermakerne durch verschiedene Zweige desselben Pollenschlauches zum Embryosack transportiert wurden. Die drei Damen (BENSON, SANDAY und BERRIDGE 1906), die *Carpinus betulus* untersucht haben, behaupten, dass der via Chalaza kommende Pollenschlauch ungefähr an der Mitte des Embryosackes ein kleines Ästchen mit dem für den primären Endospermkern bestimmten Spermakern bildet; der Schlauch wächst dann zum oberen Ende des Embryosackes weiter, um dort den für die Eizelle bestimmten zweiten Spermakern abzugeben. Einmal beobachteten sie (l. c., S. 41) sogar Eizellen in zwei Embryosäcken, die durch Äste desselben Pollenschlauches befruchtet wurden. CAROLL (1919) gibt für *Impatiens fulva* an, dass der Pollenschlauch, nachdem er die Mikropyle passiert, sich in zwei oder drei Zweige teilt, von denen einer einen Spermakern an das Ei abgiebt und ein anderer einen für die Polkerne.

5. POLLENSCHLÄUCHE, DIE VERHÄLTNISMÄSSIG WEIT INNERHALB DES EMBRYOSACKES WACHSEN, EHE SIE PLATZEN.

In einigen Fällen hat man den Pollenschlauch eine verhältnismässig lange Strecke im Embryosack zurücklegen sehen, ohne dass er geplatzt ist. Bei *Sonneratia apetala* (KARSTEN 1891, S. 26) wächst der Embryosack mit einem langen Fortsatz über den Eiapparat hinaus, und durch diesen dringt dann der Pollenschlauch vor. Embryosäcke, die nicht »entgegenkommend» sind, werden nicht befruchtet. Ein ähnliches Verhältnis findet sich nach den Figuren und Beschreibung von HOFMEISTER (1849, Fig. 39) zu urteilen bei *Bartonia aurea*. GUIGNARD (1921, Fig. 34) hat einmal bei *Vincetoxicum nigrum* einen Pollenschlauch bis zum Grunde des Embryosacks reichen gesehen. COOK (1909, S. 273) beobachtete in mehreren Samenanlagen von *Passiflora adenophylla*, dass der Pollenschlauch mit seinen Windungen den Embryosack fast erfüllte. Später hat auch derselbe Autor (COOK (1924 b, S. 441) eine ähnliche Beobachtung an einem Embryosack von *Crotolaria sagittalis* gemacht. Eine verhältnismässig lange Strecke wächst der Pollenschlauch innerhalb des synergidenlosen Embryosackes von *Plumbagella micrantha* (DAHLGREN 1916, Taf. 2, Fig. 51, Textfig. 107—108).

6. DAS VERHALTEN DER POLLENSCHLÄUCHE ZU DEN SYNERGIDEN BEI DER BEFRUCHTUNG.

Den Synergiden ist, wie es ja auch STRASBURGERS Terminus andeutet, zuweilen die Rolle einer Art »Gehilfinnen» bei dem Eintritt des Pollenschlauches in den Embryosack zugeschrieben worden. Der Grund hierfür ist natürlich (ausser einem vermuteten Abgeben von chemotaktisch wirksamen Stoffen) die oft gemachte Beobachtung gewesen, dass sie gern durch Einwirkung des Pollenschlauches desorganisiert werden. Eine Menge von Beispielen liesse sich anführen, wo nur eine Synergide zerstört wird und beide bloss in dem Falle, dass zwei Pollenschläuche eingedrungen sind. Einige Fälle sind doch beobachtet, wo ein Pollenschlauch normal beide Synergiden zerstört, wie um bloss ein Beispiel anzuführen, bei *Primula officinalis* (DAHLGREN 1916, S. 34). *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 48) und *Oenothera* (ISHIKAWA 1918, S. 290) mögen als Beispiele von Pflanzen dienen, wo ein Pollenschlauch zuweilen beide Synergiden zerstört, zuweilen nur eine. Bei *Tillandsia recurvata* (BIRGE 1911, S. 14), *Burmannia candida* (ERNST u. BERNHARD 1912, S. 175) und *Nigella damascena* (GUIGNARD 1901 c, S. 398) werden die Synergiden entweder intakt gelassen oder desorganisiert. Fälle sind auch bekannt, wo die Synergiden gänzlich zerstört sind, schon ehe ein Pollenschlauch anlangt, wie bei *Sempervivum*-Arten (EMMA JACOBSSON-STIASNY 1913, S. 3) und *Bertolinia pubescens* (ZIEGLER 1925, S. 455). Bei Plumbaginoideen entwickeln sich bekanntlich gar keine Synergiden (DAHLGREN 1916), und bei zwei *Tulipa*-Arten fand GUIGNARD (1900 a), dass die Zellbildung zur Zeit der Befruchtung noch ganz unvollständig war. Verschiedene andere Beispiele von Pflanzen, wo die Pollenschläuche normal nicht auf Synergiden einwirken, liessen sich übrigens anführen, wie z. B. bei *Adoxa moschatellina* (LAGERBERG 1909, S. 57), Chalazogamen und vielen anderen. Die angeführten Stichproben aus der Literatur mögen genügen (siehe übrigens auch COULTER u. CHAMBERLAIN 1903, S. 151!). Das Verhalten der Synergiden zum Pollenschlauch ist augenscheinlich bei verschiedenen Arten sehr ungleich.

Einige Angaben über die Einzelheiten beim Eintritt des Pollenschlauches erscheinen doch kaum ganz zuverlässig. Besonders eingehende und genaue Beobachtungen über das Verhalten des Pollenschlauches sind von JUEL (1907) in seiner bekannten Arbeit über *Saxifraga granulata* durchgeführt worden. Der Pollenschlauch ergiesst hier seinen Inhalt in eine Synergide ohne vor dem Platzen ein Stückchen in dieselbe hineinzuwachsen, wie es — obgleich vielleicht un-

richtig — für einige Pflanzen angegeben worden ist. (Bei *Styphelia longifolia* soll sogar [BROUGH 1924, S. 173 u. 177] der Pollenschlauch zuweilen eine Synergide passieren können ohne zu bersten. BROUGHS Abbildung des Verhältnisses macht jedoch keinen recht Vertrauen erweckenden Eindruck.) Aus der desorganisierten und dunkel gefärbten Synergide ergiesst sich ein Plasmastrom, in dem die Spermakerne weiter transportiert werden. Ähnliches ist ausser von GUIGNARD später auch von verschiedenen anderen Verfassern angegeben worden — ich verzichte auf das Anführen von Beispielen — und dürfte nach meiner Erfahrung und Auffassung den gewöhnlichsten Hergang darstellen.

Nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack hat man bei mehreren Pflanzen im Pollenschlauch- oder Synergidenplasma ausser kleineren Körnern einen oder ein Paar grössere Körper von wechselnder Form beobachtet, die gewisse Farbstoffe intensiv binden. Diese »X-Körper» hat man aus guten Gründen als desorganisierte Kerne, aus dem Pollenschlauch und der Synergide stammend, aufgefasst. Hierfür spricht ausser der Farbenspeicherung, wie u. a. JUEL (1907, S. 21) und LAGERBERG (1909, S. 58) hervorgehoben haben, dass bei einigen Pflanzen, wo die Synergiden intakt bleiben, sich bloss ein solcher Körper — offenbar der Schlauchkern — wahrnehmen lässt. TCHERNOYAROW (1915, S. 150) fand, dass einige stark gefärbte Körper bei *Myosurus minimus* Reste des Nuzellus darstellten, die vom Pollenschlauch mitgeschleppt waren.

Bei *Pyrola minor* beobachtete JUEL (1907, S. 20) oft in einer Synergide zwei rundliche Aushöhlungen, die sich kaum anders denn als Hohlräume auffassen liessen, die früher von den Spermazellen erfüllt gewesen waren. Ich vermute, dass die Spermakerne das Synergidenplasma gerade verlassen haben müssen, als dieses bei der Fixierung zu koagulieren anfing. Eine ähnliche Erscheinung habe ich übrigens selbst (DAHLGREN 1916, S. 35 u. Taf. 2, Fig. 52) bei *Trientalis europaea* beobachtet, wo im dunkelfarbigen Plasma einer Synergide zwei leere Räume zu sehen waren. Auch bei *Statice bahusiensis* habe ich (l. c., S. 61) dieselbe Beobachtung gemacht, und bei dieser Pflanze sah ich ausserdem einmal eine ähnliche helle Zone, die noch einen Spermakern enthielt. Auch STENAR (1925, S. 40) sah mehrmals bei *Malva parviflora* und *M. neglecta* zwei kleine Höhlungen in der Synergide, wo der Pollenschlauch seinen Inhalt entleert hatte.

III. DIE MÄNNLICHEN GAMETEN.

1. FORM, VERMUTETE EIGENBEWEGUNG UND GRÖSSE DER SPERMAKERNE.

Die Form der Spermakerne kann selbst innerhalb derselben Familie wechseln, z. B. unter den *Compositae* und *Liliaceae*. Bei Pflanzen der beiden erwähnten Familien beobachtete man schon früh wurmförmige, spiralig gedrehte Spermakerne, »ihrer Form nach manchen Spermatozoiden der Sporenpflanzen äusserst ähnlich» (NAWASCHIN). Es lag ja deshalb nahe anzunehmen, dass sie selbstständiger Bewegung mächtig wären. Eine solche Ansicht ist besonders von NAWASCHIN (1909) verfochten worden, der schon in seiner ersten Mitteilung über die doppelte Befruchtung (1898, S. 381) schreibt: »Nach der Gestalt dieser Kerne zu urtheilen, scheint es mir ferner gestattet, den Schluss zu ziehen, dass die männlichen Kerne, während sich dieselben noch frei im Protoplasma des Embryosackes befinden, die Fähigkeit zu selbstständiger Bewegung besitzen, welche letztere sich mit der Bewegung eines sich windenden Wurmes vergleichen lässt». Es sei jedoch hervorgehoben, dass Eigenbewegung nie an lebendem Material konstatiert worden ist, sondern man hat nur von Form auf Funktion geschlossen. In den vielen Fällen, wo es sich um kurze und gleichmässig dicke Spermakerne handelt, ist wohl die Annahme von Eigenbewegung a priori ziemlich ausgeschlossen. STRASBURGER (1900, S. 302) hat auch bei der Untersuchung von lebendem Material von *Monotropa hypopitys* nichts gesehen, was einem passiven Transport der Spermakerne durch Plasmaströmungen im Embryosack widerspricht.

Die Spermakerne können nach ihrem Eintritt in den Embryosack sie zuweilen relativ bedeutend an Grösse zunehmen und ausserdem mehr oder weniger vor der Fusion ihre Form verändern. So fand schon Miss THOMAS (1900 b, S. 531), um nur ein Beispiel unter den vielen anzuführen, dass bei *Caltha palustris* der eine Spermakern während seiner Passage gegen die Polkerne wächst »from an extremely small body to a nucleus of very considerable size». Mehrere andere Fälle sind bekannt, wo der Spermakern ungefähr ebenso gross werden kann wie ein Ei- oder Polkern, z. B. bei *Fritillaria pudica* (SAX 1918, Fig. 1), *Trillium grandiflorum* (NOTHNAGEL 1918, Fig. 16) u. a. In anderen Fällen kann der Grössenunterschied zwischen den männlichen Kernen und denen, mit welchen sie kopulieren, recht beträchtlich sein. Beispiele hierfür sind ja zahlreich, und nur ein paar mar-

kante Fälle seien nebenbei angeführt, nämlich *Triticum durum* (SAX 1918, Fig. 21), *Urtica dioica* (STRASBURGER 1910, Taf. 7, Fig. 16) und *Koenigia islandica* (HAGERUP 1926, S. 203).

Bei *Myricaria germanica* traf FRISENDAHL (1912, S. 50) nicht so selten nach der Befruchtung »recht grosse eigentümliche Kerne im unteren Ende des Embryosacks oberhalb der Antipoden» an. Allem Anschein nach handelt es sich um Spermakerne eines zweiten Pollenschlauches, die bei der doppelten Befruchtung nicht zur Verwendung gekommen sondern hypertrophiert sind. Eine vergrösserte Spermazelle ist auch einmal beobachtet worden (l. c., S. 51). [Bei *Trapa natans* hat TISON (1919, S. 227) gesehen, dass die sogen. Epithelzellen des eigentümlichen Suspensors nicht zerstört werden, sondern statt dessen sich aus dem Gewebeverband loslösen und, indem sie als freie Zellen im Embryosack zu liegen kommen, anwachsen, so dass ihr Durchmesser zuweilen 4—5 mal grösser als der ursprüngliche wird.] Sonst scheinen überzählige Spermakerne schnell zu degenerieren, wie NAWASCHIN (1913, S. 21) für *Juglans* hervorhebt, wo ja oft mehrere Pollenschläuche ihren Inhalt in den Embryosack ergiessen.

Im Zusammenhang hiermit mag erwähnt werden, dass ACQUA (1891, S. 36) angiebt, dass aus den Pollenschläuchen herausgetretene und von Protoplasma befreite Kerne von *Leucojum vernum* das Vermögen besitzen sich vier bis fünf Tage in einer Lösung von Milchzucker lebend zu halten.

2. SPERMAZELLEN UND NACKTE SPERMAKERNE.

Die generative Zelle teilt sich bekanntlich entweder während sie sich noch im Pollenkorn befindet, oder erst nachdem sie in den Pollenschlauch gelangt ist. Das eine oder andere Verhalten scheint in der Regel für eine gewisse Pflanze oder Pflanzengruppe kennzeichnend. Es sind jedoch Fälle bekannt, wo bei einer und derselben Art die Bildung der Spermakerne entweder im Pollenschlauch oder schon im Pollenkorn stattfinden kann (siehe DAHLGREN 1916, S. 25!).

Für das Entstehen nackter Spermakerne, die am häufigsten sind, oder wirklicher Spermazellen, scheinen diese Verhältnisse eine gewisse Rolle zu spielen, wie es FRISENDAHL (1912, S. 46) annehmen will. Das Vorkommen von Spermazellen sollte nämlich mit der Teilung der generativen Zelle innerhalb des Pollenkorns zusammenhängen. Eine Teilung im strömenden Plasma des Pollenschlauchs sollte dagegen zur Bildung nackter Kerne führen. So hat er bei *Myricaria germanica*, wo sich die generative Zelle fast ebenso oft im

Pollenkorn wie im Schlauch teilt, oft nackte Kerne gesehen, »aber», wie er schreibt, »vielleicht nicht seltener sind mir auch hier Spermakerne, mit deutlichem, obgleich nur schwach färbbarem Plasma umgeben, entgegengetreten (Fig. 85)».

Mehrere Beobachtungen sprechen allerdings dafür, dass die Auffassung FRISENDAHL'S im allgemeinen richtig ist, aber es sind doch verschiedene Ausnahmen bekannt. So teilt STRASBURGER (1912, S. 517) einige Fälle mit — FRISENDAHL hat selbst darauf aufmerksam gemacht — wo keine Spermazellen wahrgenommen worden sind, trotzdem sie im Pollenkorn gebildet waren. Bei *Primula officinalis* habe ich (DAHLGREN 1916, S. 26) ein paarmal Spermazellen im Pollenkorn gesehen, aber in der Regel nur nackte Kerne. Bei *Sambucus racemosa* fand SCHÜRHOFF (1919, S. 153) und bei *Epilobium hirsutum* HÅKANSSON (1924, S. 274), dass schon der generative Kern niemals von einem Eigenplasma umgeben ist, was ja zur Bildung nackter Spermakerne führen müsste, auch wenn die Teilung im Pollenkorn stattfindet. Bei einigen anderen Pflanzen sah der erstgenannte Verfasser, dass sich die generative Zelle schon vor der Teilung des Kerns selbst auflöste, was natürlich zu demselben Resultat führt. Dasselbe gibt SHOEMAKER (1905, S. 253 u. 262) für *Hamamelis virginiana* und *Corylopsis pauciflora* an. Noch ein paar andere Beispiele hätte man zitieren können. WELSFORD (1914, S. 267) teilt mit, dass bei *Lilium* (was jedoch andere Untersucher von Lilien nicht gesehen haben), und HERRIG (1919, S. 452), dass bei *Echeveria Desmetiana* Spermazellen entstehen können, obwohl die Teilung im Pollenschlauch vor sich geht. Hier möchte ich auch die Untersuchungen von HERRIG (1923) in Erwähnung bringen. Er fand in Agarkulturen von Pollen von *Lilium candidum* alle möglichen Fälle realisiert: zweikernige Spermazelle, zwei Spermazellen und, was die Regel war, nackte Spermakerne. Er nimmt an, dass dies mit dem Zeitpunkt zusammenhängt, in dem sich die generative Zelle auflöst. Wenn dies bereits in den Prophasen der Kernteilung geschieht, entstehen nackte Kerne.

Bei *Myosurus* (TCHERNOYAROW 1915, S. 150), *Juglans* und vielleicht bei einigen anderen (NAWASCHIN u. FINN 1913, S. 37) bleiben die beiden Spermakerne in der generativen Zelle, die also zweikernig ist, liegen und werden so weitertransportiert.

Die zarten Plasmahüllen der Kerne dürften wohl leicht während des Transportes verloren gehen. Sie sind manchmal auch schwierig zu beobachten. So fand JUEL (1907, S. 19) immer Eigenplasma um diejenigen Spermakerne, die er einige Male zu sehen bekam, gerade

wie sie aus der Synergide ausgeschlüpft waren, aber im Pollenschlauch konnte er nur nackte Kerne beobachten. SCHÜRHOFF (1925, S. 448), der einen *Saxifraga*-Bastard untersuchte, hat nur nackte Spermakerne gesehen und versucht die von JUEL beobachteten Spermazellen als Artefacte zu erklären, die anscheinend durch eine Kontrahierung im Plasma des Embryosackes um die Spermakerne als Folge der Fixierung entstanden seien. Ich habe jedoch selbst Gelegenheit gehabt die schönen Präparate JUEL's durchzusehen und muss die Vermutung SCHÜRHOFF's als unwahrscheinlich betrachten.

Entgegengesetzten Behauptungen zum Trotz steht es ausser allem Zweifel, dass gewisse Pflanzen Spermazellen führen, auch wenn dies als eine relativ ungewöhnliche Erscheinung anzusehen ist. Selbst habe ich ein besonders schönes Fall von Spermazellen innerhalb eines Embryosackes, nämlich bei *Plumbagella micrantha*, gesehen, was aus Lichtdrucktafel III (Textfigur misslungen!) in einem Aufsatz in Bd. II dieser Zeitschrift (DAHLGREN 1921) hervorgeht. Ein paar andere gewissenhaft studierte Beispiele derselben Sache sind in jüngster Zeit geliefert worden: *Vallisneria spiralis* (WYLIE 1923) und *Asclepias cornuti* (FINN 1925).

3. DIE VERMUTETE GENETISCHE BEDEUTUNG EINES EINFÜHRENS VON MÄNNLICHEM PLASMA IN DIE EIZELLE.

Ich habe mich so lange bei der Bildung von nackten Spermakernen und individualisierten Spermazellen aufgehalten, weil gewisse Hypothesen über die Vererbung nicht mendelnder Buntblättrigkeit durch das Vorhandensein der letztgenannten gewissermassen zytologisch gestützt werden. Man nahm bekanntlich an, dass ein Überführen von männlichem Plasma oder männlichen Plastiden in das Ei in gewissen Fällen stattfinden könne. Ohne hier noch einmal (siehe WINGE 1919 u. DAHLGREN 1925) die verschiedenen »Für» und »Wider» einer derartigen Auffassung zu diskutieren, möchte ich aber jetzt betonen, dass es RUHLAND und WETZEL (1924) tatsächlich gelungen ist — insbesondere bei *Lupinus luteus* — kleine Chromatophoren in der generativen Zelle nachzuweisen; und weiter wenn STOMPS (1920, S. 269) gewissen Verfassern vorwirft, »dass die Autoren je nach den Bedürfnissen der von ihnen gegebenen Erklärungsweisen, die generativen Pollenschlauchkerne bald ohne Protoplasma, bald von Plasma und Chromatophoren begleitet in die Eizellen übertreten lassen», so ist doch der unwiderlegliche Beweis dafür erbracht worden, dass sowohl nackte Spermakerne als auch wirkliche Spermazellen in den Embryosack hineinkommen

können. Im letzteren Falle ist ein »Einfuhr» von Plasma in das Ei wenigstens denkbar. WYLIE (1923, S. 196), der die Befruchtung bei *Elodea canadensis* studierte, schreibt: »It seems certain, however, that some or all of the sperm cytoplasm would enter the egg with the male nucleus». — Bei *Gagea lutea* hält es NĚMEC (1912, S. 3) nicht für ausgeschlossen, dass Pollenschlauchplasma bei der Befruchtung ins Eizytoplasma eingemengt werden könne.

4. PLASMAEINSCHLÜSSE IM KERNINNERN BEI DER BEFRUCHTUNG.

Beiläufig möchte ich doch ein paar Fälle unterstreichen, die zwar nicht in direktem Zusammenhang mit Obigem stehen, in denen man festgestellt hat, dass Plasma zwischen den Kopulationskernen eingeschlossen und auf diese Weise mit dem Fusionskern einverleibt werden kann. Bei *Peperomia sintenisii* hat BROWN (1910, S. 190) dies etwa fünfzig Mal beobachtet und ist daher der Meinung, dass diese Erscheinung »a constant characteristic of fertilization» bei dieser Pflanze ist. Bei *Gagea lutea* hat auch NĚMEC (1912, S. 5) so oft Plasmaeinschlüsse wahrgenommen, sowohl zwischen dem Sperma- und Eikern als auch zwischen den Polkernen und dem mit ihnen fusionierenden Spermakern, dass es schwierig war eine Kernverschmelzung ohne derartige Einschlüsse zu finden. (In der Zusammenfassung seiner Arbeit über die Befruchtung bei *Gagea bohemica* schreibt NĚMEC [1923] nichts hierüber.) Er fand dass sie nach und nach eine kugelige Form und eine völlig homogene Struktur annehmen, sich bedeutend vergrössern und bald hier bald da im Zellkern auftreten. »Doch», schreibt er, »enthält schliesslich der diploide Kern keine Vakuolen und auch keine Spur von den ursprünglichen Zytoplasmaeinschlüssen». BROWN ist der Meinung dass diese allmählich in Nukleoplasma übergehen. Im Gegensatz hierzu hält NĚMEC es aber nicht für unwahrscheinlich, »dass das eingeschlossene Zytoplasma abstirbt und aufgelöst wird und die so entstandene, von einer Membran umgebene Lösung Wasser osmotisch aufnimmt, wodurch sie sich vergrössert». Es könnte angenommen werden, meint er, dass die Vakuolen nachher ihren Inhalt aus dem Kern ins Plasma ergiessen, oder dass sie vom Kern vollständig ausgesondert werden. Vakuolen im Kontakt mit der Kernmembran sind beobachtet worden. NĚMEC betont aber, dass seine Deutung der beobachteten Tatsachen einen rein hypothetischen Charakter hat.

5. ÜBERZÄHLIGE KERNE.

Dass der Pollenschlauchkern sich dann und wann teilen kann ist festgestellt worden, wie bei *Butomus umbellatus* (HERRIG 1923, S. 401), *Scirpus palustris* (PIECH 1924, S. 618), *Eichornia crassipes* (SMITH 1898, S. 326; SCHÜRHOFF 1922, S. 62), *Lilium auratum*, *L. tigrinum* (CHAMBERLAIN 1897, S. 427), *L. martagon* (OVERTON 1891, S. 182; STRASBURGER 1908, S. 544), *L. candidum* (HERRIG 1923, S. 401), *Hemerocallis fulva* (FULLMER 1899, S. 86), *Hyacinthus* (ROTMISTROW 1925, S. 354), *Primula officinalis* (DAHLGREN 1916, S. 27) und *P. sinensis* (TISCHLER 1924, S. 137). FRYE (1901, S. 330) hat oft Präparate von *Asclepias tuberosa* studiert, die eine Fragmentation des Kerns andeuten, obwohl »not close enough to justify a definite conclusion». LAGERBERG (1909, S. 50) sah bei *Adoxa moschatellina* eine nicht ganz durchgeführte Abschnürung des vegetativen Kerns. Auch WÓYCICKI (1910, S. 22) und HERRIG (1923) haben u. a. Schlauchkerne mit sehr wunderlichen Konturen beobachtet.

Mehrere vegetative Kerne dürften in den meisten Fällen durch amitotische Teilung entstehen. SCHÜRHOFF (1922, S. 62) hat jedoch eine unzweideutige Mitose in einigen Körnern von *Eichornia crassipes* gesehen. Er (SCHÜRHOFF 1913) hat auch beobachtet, dass sich bei der von FULLMER untersuchten *Hemerocallis fulva* überzählige Kerne durch unregelmässige Chromosomenverteilung bei der ersten Teilung des einzelligen Pollenkorns bildeten. Die Kleinkerne können später mit einander verschmelzen und dadurch den Eindruck hervorrufen als gingen Amitosen vor sich. Er (SCHÜRHOFF 1922, S. 60) behauptet auch, dass die hypernukleären Pollenkörner, die CHAMBERLAIN bei *Lilium* gefunden, in derselben Weise entstanden seien. Wahrscheinlicher ist doch, nach HERRIG's Untersuchungen von *Lilium candidum* zu urteilen, dass es sich hier um Fragmentation von Schlauchkernen handelt. Untersuchungen an anderen Pflanzen bestätigen auch dies. Bei Gartenvarietäten von *Canna indica,* wo Unregelmässigkeiten bei der Pollenbildung sehr häufig vorkommen, waren nach TOKUGAWA und KUWADA (1924, S. 160) Pollenkörner mit überzähligen Kernen vorhanden. DE MOL (1923) hat auch überzählige Kerne bei *Hyacinthus orientalis* gefunden, ob vegetativ oder nicht lasse ich dahingestellt. Fünf überzählige Kerne, von welcher Sorte wird nicht gesagt, hat SCHNIEWINDTHIES (1901, S. 26) in einem gekeimten Pollenkorn von *Scilla sibirica* gesehen. Übrigens hat schon ELFVING (1879, S. 6) einige Fälle von überzähligen Kernen angeführt.

CHAMBERLAIN (1897) hat bei *Lilium tigrinum* und WÓYCICKI (1910, S. 22) bei *Yucca recurva* nebst einer normalen generativen Zelle auch eine extra kleine wandgestellte Zelle gesehen, die sie, an die Verhältnisse bei den heterosporen Pteridophyten und Gymnospermen denkend, als eine Prothalliumzelle deuten. Über die Herkunft der genannten Zelle weiss man nichts und kennt somit auch nicht ihre morphologische Natur. Es ist aber a priori unwahrscheinlich, dass eine derartige zufällig unter anderen Anomalien auftretenden Abnormität einen atavistischen Charakter haben sollte.

Einige Male hat man überzählige Spermakerne im Pollenkorn oder im Schlauche gesehen.

Schon STRASBURGER (1884, S. 17) hat vier solche in Schläuchen — die aus den Fruchtknoten herauspräpariert waren — von *Ornithogalum*-Arten und *Scilla nutans* gefunden. Dasselbe hat GUIGNARD (1921, S. 7) einmal bei *Vincetoxicum nigrum* beobachtet. SUESSENGUTH (1923, S. 18) fand bei *Spathoglottis plicata* mitunter vier bis fünf, ja in einem Falle sogar acht Kerne im Pollenschlauch, die wenigstens zum Teil den Charakter von Spermakernen zu haben scheinen. Bei *Lilium auratum* hat CHAMBERLAIN (1897, S. 427) und bei *Tradescantia virginica* hat ROTMISTROW [1] (1925, S. 354. Vgl. S. 344) ein Pollenkorn mit drei männlichen Kernen gesehen. In einem Pollenkorn von *Helosis guyanensis* hat UMIKER (1920, S. 27) gleichfalls vier solche Kerne vorgefunden. Bei *Oenothera nutans*, die mit *O. pycnocarpa* polliniert war, beschreibt ISHIKAWA (1918, S. 296) einen Embryosack von dem er vermutet, dass drei Spermakerne durch einen und denselben Pollenschlauch eingeführt worden seien. Es gelang DE MOL (1923) bei gewissen Hyacinthenzwiebeln, die er anormalen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt hatte, eine Ausbildung von diploiden Pollenkörnern oder haploiden Körnern mit überzähligen Kernen hervorzurufen.

6. NUKLEOLEN IN SPERMAKERNEN.

Viele Verfasser haben einen Nukleolus in den Spermakernen wenigstens kurz vor oder unmittelbar nach ihren Fusionen beobachtet. In dem befruchteten Ei- bezw. Endospermkern befindet sich also an-

[1] ROTMISTROW behauptet noch andere Anomalien in Pollenkörnern gesehen zu haben. Gegen seine Arbeit wäre vieles einzuwenden. So stellt er (l. c., S. 344, 353 u. 355), offenbar wegen mangelnder Erfahrung und Literaturkenntnisse, das Vorhandensein von Pflanzen, die normal ihre Spermakerne innerhalb des Pollenkorns bilden in Abrede.

fangs sehr oft ein grösserer und ein kleinerer Nukleolus. Der letzte rührt vom Spermakern her. Die Zweizahl der Nukleolen kann daher (mit Vorbehalt) als ein Beweis für eine tatsächlich eingetroffene Befruchtung angesehen werden. Auf Seite 186 sind einige Fälle angeführt, wo zwar nicht die Kernfusion selbst beobachtet worden ist, wohl aber ein kleiner extra Nukleol. Als Beispiele für Nukleolen aus Spermakernen seien hier beiläufig einige Fälle angeführt: *Gagea lutea* (NĚMEC 1912, S. 3), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 49), *Rhus toxicodendron* (GRIMM 1912, S. 322), *Oenothera*-Arten (GEERTS 1909, S. 143; RENNER 1914, S. 122 u. 128; ISHIKAWA 1918, S. 293), *Monotropa hypopitys* (STRASBURGER 1884, S. 72), *M. uniflora* (SHIBATA 1902 a, S. 63), *Primula officinalis* (DAHLGREN 1916, S. 35) und *Asclepias cornuti* (FINN 1925). Die Beispiele könnten vermehrt werden. Mehrere Nukleolen in Spermakernen werden auch einige Male beschrieben, wie z. B. bei *Lilium martagon, Tulipa* (GUIGNARD 1891, S. 259; 1900 a, S. 380), *Fritillaria pudica* (SAX 1918, S. 313), *Himantoglossum hircinum* (HEUSSER 1915, S. 260) u. a.

Es ist auch ein paar mal nachdrücklich betont worden, dass der Spermakern zu keinem Zeitpunkt der Verschmelzung einen Nukleolus aufweist, wie bei *Adoxa moschatellina* (LAGERBERG 1909, S. 59) und *Tricyrtis hirta* (IKEDA 1902, S. 62). Bei einigen Pflanzen scheint die Bildung eines Nukleolus bald einzutreffen, bald auszubleiben. Für uns kann das Vorhandensein von Nukleolen in Spermakernen an und für sich kaum von grösserem Interesse sein. Ich habe die Sache darum nur leicht gestreift, weil sie, wie gesagt, ein Indizium der vollzogenen Befruchtung sein kann.

IV. DIE DOPPELTE BEFRUCHTUNG.

1. DIE EIBEFRUCHTUNG.

STRASBURGER, der schon 1878 (S. 54) einen Spermakern im Ei von *Monotropa hypopitys* und *Orchis pallens* gesehen hatte — bei der Auffassung die man damals vom Zellkern hatte, glaubte er einen Kern vor sich zu haben, der nach Auflösung und Hineindiffundierung in die Eizelle wieder regeneriert sei (l. c., S. 56 u. 76) —, konnte 1884 einwandfrei beweisen, dass ein Spermakern bei mehreren Pflanzen in das Ei hineinwandert, mit dessen Kern er verschmilzt. Die Eibefruchtung bei den Angiospermen war damit festgestellt.

Eine Schilderung des näheren Verlaufes bei der Verschmelzung von Ei- und Spermakern würde wenig von Interesse darbieten.

Über den Zustand der Kerne bei der Befruchtung siehe S. 193! Sehr oft sieht man wie der, für gewöhnlich viel kleinere, männliche Kern anfangs eine Ausbuchtung am Fusionskern bildet, eine Erscheinung die etwas an Sprossung bei Hefepilzen erinnern könnte.

Bei *Malva parviflora* hat STENAR (1925, S. 40) eigentümlicherweise einen kugeligen, vollständig abgegrenzten Spermakern im Kerninnern der Eizelle liegend beschrieben. Auf meine Frage teilte mir der Verfasser mit, dass ein individualisierter Spermakern tatsächlich im Eikern ganz eingeschlossen liegt. Meine Vermutung, dass es sich nur um einen Kontakt zwischen den beiden Kernen handeln sollte, bezeichnete er als unrichtig.

Eine Eigentümlichkeit hat NĚMEC (1923) bei *Gagea bohemica* konstatiert. Diese Pflanze setzt keine Frucht an, trotzdem die doppelte Befruchtung hier eine normale Erscheinung ist. Die Eizelle degeneriert ehe irgend welche Teilung zustande kommt. Der Endospermkern kann sich ein paar mal teilen.

MOTTIER (1898, S. 147) sah bei *Lilium martagon* oft einen männlichen Kern im Ei; eine Fusion wurde aber nie wahrgenommen. In der Nähe eines Polkerns fand er oft den anderen Spermakern. Anzeichen von Desorganisation des Embryosackes zeigten sich 96 Stunden nach der Pollination. Übrigens hat doch die besprochene Art immer eine normale Befruchtung gezeigt, was aus den Untersuchungen mehrerer Forscher hervorgeht.

Die Zeit, die zwischen der Befruchtung der Eizelle und der ersten Teilung verfliesst, kann für verschiedene Pflanzen sehr verschieden sein. In vielen Fällen scheint eine Teilung unmittelbar auf die Befruchtung zu folgen. Fälle sind auch bekannt, wo sich das Ei sehr spät zu teilen anfängt, erst nachdem eine Menge Kernteilungen im Endosperm stattgefunden haben (siehe DAHLGREN 1916, S. 36!). Nach HOFMEISTER (1861, S. 697) teilt sich die Eizelle bei dem im Herbst blühenden *Colchicum autumnale* erst im nächsten Jahr, was durch spätere Untersuchungen auch bestätigt wird (DAHLGREN 1915, S. 6; PAULA HEIMANN-WINAWER 1919, S. 50).

2. DIE VERBREITUNG DER DOPPELTEN BEFRUCHTUNG.

Die Verschmelzung des anderen Spermakerns mit dem Endospermkern war STRASBURGER bis zum Jahre 1900 entgangen, als auch er diese merkwürdige Tatsache bei *Monotropa hypopitys* und einigen Orchideen konstatierte. Damals war aber die doppelte Befruchtung schon von NAWASCHIN und GUIGNARD entdeckt, und STRAS-

BURGER, der grosse Zytologe, dem es also nur vergönnt war die Angaben der anderen zu bestätigen, schreibt einmal, offenbar etwas verstimmt und resigniert: »Es gilt mit der Tatsache sich abzufinden, dass der eine der beiden Spermakerne mit den Polkernen des Embryosackes kopuliert».

Schon 1898 konnte NAWASCHIN (S. 377) eine vorläufige Mitteilung über die doppelte Befruchtung bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella* geben, eine Entdeckung, die natürlich in der wissenschaftlichen Welt das grösste Aufsehen erregte. Folgendes Jahr veröffentlichte auch GUIGNARD in Comptes rendus der Pariser Akademie die erste seiner vielen Abhandlungen über dasselbe Thema. War die doppelte Befruchtung nun einmal beobachtet, folgten Schlag auf Schlag neue Entdeckungen derselben. Miss SARGANT (1899) konnte sie, vielleicht nicht ohne Bedauern, sogar in ihren eigenen alten Präparaten von *Lilium martagon* sehen. Wie die beiden erstgenannten Forscher vermuteten, ist die universelle Bedeutung ihrer Entdeckung völlig bestätigt worden. Die interessante und eigenartige Erscheinung der doppelten Befruchtung scheint ein Charakteristicum aller sexuell sich vermehrenden Angiospermen zu sein (über einige Ausnahmen siehe S. 205!), sie mögen morphologisch oder systematisch noch so sehr von einander abweichen. Schon in COULTER und CHAMBERLAIN'S bekanntem Handbuch vom Jahre 1903 werden also etwa 40 Gattungen aufgezählt bei denen sie konstatiert ist, und einige Jahre später fügt JUEL (1907, S. 15) weitere zehn zu dieser Liste. Seitdem ist die Zahl der bekannten Fälle mehr als verdreifacht worden, was aus untenstehendem Verzeichnis hervorgeht, wo sämtliche, bis jetzt gemachten Beobachtungen — nach ENGLER'S und GILG'S Syllabus geordnet (mit Ausnahme von *Empetraceae* die unter *Bicornes* placiert ist) — zusammengestellt sind.

Einige Angaben sind viel zu unbestimmt als dass man sie hier hätte berücksichtigen können. So wird manchmal nur gesagt, dass die Befruchtung »in normaler Weise» verläuft. Um nur ein einziges Beispiel heranzuziehen, so schreibt CAMILLE VERMOESEN (1911, S. 155) in einer Arbeit über Orchideen, deren Titel jedoch eine Behandlung der Befruchtung verspricht: »La fécondation semble se produire, dans toutes les plantes qui nous avons étudiées de la façon normale». Dass blosse Vorhandensein eines Spermakerns in der Nähe der Polkerne — z. B. die Beobachtungen von HÅKANSSON (1921, S. 219) bei *Schizocapsa plantaginea* und von LONAY (1922, Taf. 2, Fig. 18) bei *Polygonum aviculare* — kann auch nicht, finde ich, die Aufnahme der betreffenden

Art rechtfertigen. Ich habe nicht einmal solche Fälle berücksichtigt, wo ein kleiner extra Nukleolus im Ei-, Pol- oder primären Endospermkern auf eine doppelte Befruchtung schliessen lässt — wie bei *Oryza sativa* (KUWADA 1910, S. 275), *Urtica cannabina* (MODILEWSKI 1908, S. 428), *Hypericum maculatum* (SCHNARF 1914, S. 11), *Fragaria virginiana* (STRASBURGER 1909, S. 44), *Epilobium angustifolium* (MODILEWSKI 1909, S. 289), *Lactuca muralis* (DAHLGREN 1920, Fig. 5) u. a. —, obwohl die Aufnahme sich recht gut verteidigen liesse.

Einige ungenügend präzisierte Angaben habe ich in Klammern gesetzt, sowie einige Fälle — ich garantiere nicht, dass alle mit aufgenommen sind — wo man nur aus der Chromosomenzahl der Endospermkerne auf eine doppelte Befruchtung schliessen kann. Wenn eine Verbindung zwischen einem Polkern — oder primären Endospermkern — und einem Spermakern beobachtet worden ist, nicht aber die Eibefruchtung selbst, ist die Art doch aufgenommen worden, so z. B. bei *Potamogeton lucens* (COOK 1908), *Alisma plantago* (NITZSCHKE 1914), *Arisarum vulgare* (ROSE JACOBSON PALEY 1920 b), *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914) und *Yucca gloriosa* (FOLSOM 1916).

3. VERZEICHNIS DER PFLANZEN BEI DENEN DIE DOPPELTE BEFRUCHTUNG BEOBACHTET IST.

Helobiae.

Potamogetonaceae:

Potamogeton lucens (COOK 1908, S. 210).

Najadaceae:

Najas major (GUIGNARD 1901 b, S. 210).

Alismataceae:

Alisma plantago (NITZSCHKE 1914, S. 252).

Hydrocharitaceae:

Elodea canadensis (WYLIE 1904, S. 16).
Ottelia lancifolia (PALM 1915, S. 12).
Vallisneria spiralis (WYLIE 1923, S. 197).

Triuridales.

Triuridaceae:

(*Chiaphila japonica* [OHGA u. SINOTÔ 1924, S. 203]. Die diploide Chromosomenzahl ist 48. In Endospermkernen sind 72 Chromosomen beobachtet.)

Glumiflorae.

Gramineae:

Avena sativa (TANNERT 1905, S. 32).
Cynodon dactylon (SHADOWSKY 1926, S. 353: »Nach der doppelten Befruchtung entwickelt sich der Embryo und das Endosperm»).
Poa pratensis (NISHIMURA 1923, S. 77, Fig. 53).
Triticum sativum (JENSEN 1918; SAX 1918, S. 317; WATKINS 1925, S. 331).
Zea mays (GUIGNARD 1901 a, S. 45; MILLER 1919, S. 263; WEATHERWAX 1919, S. 79).

Spathiflorae.

Araceae:

Arisarum vulgare (ROSE JACOBSON-PALEY 1920 b, S. 87).
Arum maculatum (ROSE JACOBSON-PALEY 1920 a, S. 55: »Dès que le noyau se-

condaire du sac subit la conjunction avec la second gamète, commence sa bipartition immediate —»).

Dieffenbachia daraquiniana (GOW 1908, S. 39).

Farinosae.

Xyridaceae:

Xyris indica (WEINZIEHER 1914, S. 416).

Eriocaulaceae:

Eriocaulon septangulare (SMITH 1910, S. 284).

Bromeliaceae:

Tillandsia usneoides (BILLINGS 1904, S. 104).

T. recurvata (BIRGE 1911, S. 14).

Liliiflorae.

Liliaceae:

Allium odorum (SCHÜRHOFF 1923, S. 378).

Colchicum autumnale (PAULA HEIMANN-WINAWER 1919, S. 36).

Endymion nutans (GUIGNARD 1899 c, S. 196).

Fritillaria meleagris (GUIGNARD 1899 c, S. 195).

F. pudica (SAX 1916, S. 513; 1918, S. 315).

F. tenella (NAWASCHIN 1898; 1909, Fig. 4).

Gagea bohemica (NĚMEC 1923, S. 9).

G. lutea (NĚMEC 1912, S. 3).

Heloniopsis breviscapa (ONO 1926, S. 96).

Lilium candidum (GUIGNARD 1900 a, S. 366).

L. longiflorum (WANDA WENIGER 1918).

L. martagon (NAWASCHIN 1898; GUIGNARD 1899 a, S. 867, 1899 b, S. 131; ETHEL SARGANT 1899, S. 164; BLACKMAN u. WELSFORD 1913, S. 111; MILDRED NOTHNAGEL 1918, S. 147).

L. philadelphicum (LAND 1900, S. 252; COULTER u. CHAMBERLAIN 1903, S. 157, Fig. 36; WANDA WENIGER 1918).

L. pyrenaicum (GUIGNARD 1899 a, S. 865, 1899 b, S. 129, Fussnoten).

L. tigrinum (LAND 1900, S. 252).

Paris quadrifolia (ERNST 1902, S. 30).

Scilla bifolia (GUIGNARD 1900 b, S. 155).

Tofieldia calyculata (SEELIEB 1924, S. 176).

Tricyrtis hirta (IKEDA 1902, S. 61).

Trillium grandiflorum (ERNST 1902, S. 30; MILDRED NOTHNAGEL 1918, S. 148).

T. sessile (SPANGLER 1925, S. 219).

Tulipa Celsiana (GUIGNARD 1900 a, S. 376).

T. Gesneriana (ERNST 1901, S. 51).

T. sylvestris (GUIGNARD 1900 a, S. 376).

Yucca gloriosa (FOLSOM 1916, S. 431).

Amaryllidaceae:

(*Atamosco [Zephyranthes] texana* [PACE 1918, S. 379]. Bei dieser *apogamen* Pflanze fusioniert jedoch ein Spermakern mit den Polkernen.)

Cooperia Drummondii (MARGARET CHURCH 1916, S. 400).

Cyrtanthes parviflorus (TAYLOR 1921, S. 503).

Narcissus poeticus (GUIGNARD 1900 b, S. 155).

Iridaceae:

(*Iris pseudacorus.* LOUISE SAWYER 1925, S. 67: »It is apparent that the fusion of the gametes is not so promptly consummated as is the fusion which completes the primary endosperm nucleus».)

Microspermae.

Burmanniaceae:

Burmannia candida (ERNST u. BERNHARD 1912, S. 175).

B. Championii (ERNST u. BERNHARD ibidem).

Thismia americana (NORMA PFEIFFER 1918, S. 355).

Orchidaceae:

(*Arundina speciosa* [NAWASCHIN 1900, S. 228]. Kontakt aber nicht Verschmelzung zwischen den Polkernen und einem Spermakern.)

Calopogon pulchellus (PACE 1909, S. 131).

Chamorchis alpina (AFZELIUS 1916, S. 201).

Coralliorrhiza maculata (SHARP 1912, Fig. 33).

Cypripedium calceolus. Nach Mitteilung von Dr. H. STENAR.

C. parviflorum (PACE 1907, S. 359).

Epidendron variegatum (SHARP 1912, S. 374).

Epipactis pubescens (BROWN u. SHARP 1911, S. 443).

Gastrodia elata (KUSANO 1915, S. 19).

Habenaria ciliaris (BROWN 1909, S. 243).

H. integra (BROWN ibidem).

Herminium monorchis (BARANOW 1924). Selten Verschmelzung des Spermakerns mit den Polkernen.

Himantoglossum hircinum (STRASBURGER 1900, S. 295; HEUSSER 1915, S. 270 beobachtete selten eine Verschmelzung).

Neottia nidus avis (MODILEWSKI 1918, S. 48).

Oncidium praetextum (AFZELIUS 1916, S. 211). Gewöhnlich nur Kontakt mit den Polkernen, selten vielleicht eine Verschmelzung zwischen Spermakern und oberem Polkern.

Orchis latifolia (STRASBURGER 1900, S. 295).

O. maculata (STRASBURGER ibidem).

O. mascula v. *Hortii* (STRASBURGER ibidem).

(*O. Traunsteineri* [FUCHS u. ZIEGENSPECK 1924, S. 44: »Der Endosperm- und zugehörige Spermakern sinken nach unten. Es kommt zu keiner regelrechten Verschmelzung mehr, sie sterben ab].)

Paphiopedilum insigne (AFZELIUS 1916, S. 193).

(*Phajus Blumei* [NAWASCHIN 1900, S. 228]. Kontakt aber nicht Verschmelzung.)

Ph. grandiflorus (SHARP 1912, S. 376).

Platanthera chlorantha (AFZELIUS 1922, S. 377).

P. obtusata (AFZELIUS ibidem).

Serapias pseudocordigera (BARANOW 1916, S. 86).

Spiranthes australis (BARANOW 1916, S. 82).

Sp. cernua (LEAVITT 1901, S. 63).

Verticillatae.

Casuarinaceae:

Casuarina stricta (FRYE 1903, S. 109).

Piperales.

Piperaceae:

(*Peperomia magnolifolia* [HÄUSER 1915, S. 28]. *Peperomia* hat, wie bekannt, einen 16-kernigen Embryosack mit nur einer Synergide. HÄUSER schreibt: »Ich konnte, nur einmal allerdings, in einem vorzüglich fixierten Embryosack (Fig. 36), der deutlich die Eizelle mit dem Zygotenkernpaar, die Synergide, und 6 Antipodenzellen enthielt, ein Aggregat aus 9 in Verschmelzung begriffenen Kernen nachweisen».)

Myricales.

Myricaceae:

(*Myrica gale* [EDITH KERSHAW 1909, S. 355: »Fusion takes place resulting in the formation of a normal dicotyledonous embryo and a development of endosperm».])

Juglandales.

Juglandaceae:

Juglans nigra (NAWASCHIN u. FINN 1913, S. 18 u. 21).

J. regia (NAWASCHIN u. FINN ibidem).

Juglans sp. (KARSTEN 1902, S. 322).

Fagales.

Betulaceae:

Carpinus betulus (MARGARET BENSON, ELISABETH SANDAY u. EMILY BERRIDGE 1906, S. 40).

Urticales.

Ulmaceae:

Ulmus americana (SHATTUCK 1905, S. 217).

Urticaceae:

Urtica dioica (STRASBURGER 1920, S. 263).

Santalales.

Loranthaceae:

Viscum album (PISEK 1923, S. 14).

Aristolochiales.

Rafflesiaceae:

Rafflesia patma (ERNST u. SCHMID 1909, S. 182; 1913, S. 39).

R. Hasseltii (ERNST u. SCHMID 1913, S. 39).

Polygonales.

Polygonaceae:

Koenigia islandica (HAGERUP 1926, S. 203).

Centrospermae.

Cynocrambaceae:

Thelygonum cynocrambe (SCHNEIDER 1913, S. 31).

Ranales.

Nymphaeaceae:

Nelumbo lutea (YORK 1904, S. 169).

Ceratophyllaceae:

Ceratophyllum submersum (STRASBURGER 1902, S. 504).

Ranunculaceae:

Adonis autumnalis (SOUÈGES 1912, S. 234).

Anemone nemorosa (GUIGNARD 1900 b, S. 156 u. 157; 1901 c, S. 406).

A. patens Nutalliana (COULTER u. CHAMBERLAIN 1903, S. 157).

Caltha palustris (ETHEL THOMAS 1900 a u. b, S. 531; GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Clematis viticella (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Delphinium elatum (NAWASCHIN 1900, S. 227; PERSIDSKY 1914, Fig. 2).

Helleborus foetidus (GUIGNARD 1900 b, S. 157).

Myosurus minimus (TCHERNOYAROW 1915, Fig. 8 u. 9).

Nigella sativa (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

N. damascena (GUIGNARD 1901 c, S. 400).

Ranunculus flammula (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

R. cymbalaria (GUIGNARD 1901 c, S. 406).

Thalictrum purpurascens (OVERTON 1904, S. 278).

Magnoliaceae:

Drimys Winteri (STRASBURGER 1905 a, S. 220).

Rhoeadales.

Papaveraceae:

Hypecoum procumbens (GUIGNARD 1903, S. 38).

Cruciferae:

Capsella bursa pastoris (GUIGNARD 1902 b, S. 365).

Cardamine pratensis (VANDENDRIES 1909, S. 437).

Draba verna (VANDENDRIES 1909, S. 435).

Lepidium sativum (GUIGNARD 1902 b, S. 368).

Sisymbrium thalianum (VANDENDRIES 1909, S. 437).

Resedaceae:

Reseda lutea (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Moringaceae:

Moringa oleifera (RUTGERS 1923, S. 4).

Rosales.

Podostemaceae:

Lawia zeylanica (MAGNUS 1913, S. 283).

Saxifragaceae:

Parnassia palustris (CHODAT 1907, S. 551).

Saxifraga granulata (JUEL 1907, S. 20).

Rosaceae:

Alchemilla pentaphylla (STRASBURGER 1905 b, S. 134).

Papilionaceae:

Phaseolus vulgaris (WEINSTEIN 1926, S. 255.

Geraniales.

Euphorbiaceae:

Euphorbia procera (MODILEWSKI 1908, S. 23).
E. splendens (WANDA WENIGER 1917, S. 276).
Hevea brasiliensis (HEUSSER 1919).

Callitrichaceae:

Callitriche autumnalis (JØRGENSEN 1923, S. 108).

Sapindales.

Coriariaceae:

Coriaria myrtifolia (GRIMM 1912, S. 330).

Anacardiaceae:

Rhus toxicodendron (GRIMM 1912, S. 322).

Aceraceae:

Acer saccharinum (TAYLOR 1920, S. 130: »As soon as the triple fusion is accomplished the endosperm nucleus passes up to the middle of the embryo sac».)

Balsaminaceae:

Impatiens fulva (CAROLL 1919, S. 170).
I. sultani (ALICE OTTLEY 1918, S. 307).

Malvales.

Malvaceae:

Malvastrum peruvianum (STENAR 1925, S. 41).
Hibiscus trionum (GUIGNARD 1900 b, S. 158).

Parietales.

Guttiferae:

Hypericum japonicum (PALM 1922, S. 63).

Tamaricaceae:

Myricaria germanica (FRISENDAHL 1912, S. 49).

Cistaceae:

Helianthemum alpestre (CHIARUGI 1925, Fig. 147 b).
Tuberaria guttata (CHIARUGI 1924, S. 104).

Violaceae:

Viola cucullata (MARY BLISS 1912, S. 161).

Passifloraceae:

Passiflora adenophylla (COOK 1909, S. 273).

Datiscaceae:

Datisca cannabina (HIMMELBAUR 1909, S. 104).

Begoniaceae:

Begonia sp. (SANDT 1921, S. 350. Er schreibt: »Der befruchtete Embryosackkern».)

Myrtiflorae.

Melastomataceae:

(*Mouriria anomala* [RUYS 1924, S. 440]. Die Endospermkerne besitzen 36 Chromosomen. Die diploide Zahl ist 24.)

Oenotheraceae:

Epilobium angustifolium (MODILEWSKI 1909, S. 289, Fig. 9).
Jussieua cfr. *suffructicosa* (TÄCKHOLM 1915, S. 304).
(*Oenothera biennis* [RENNER 1914, S. 148, 124 u. 128, Taf. 13, Fig. 13 u. 21]. Die Chromosomenzahl der Endospermkerne zeigt dass eine doppelte Befruchtung stattfindet.)
O. Lamarckiana (GEERTS 1908, S. 613; 1909, S. 143).
O. nutans (ISHIKAWA 1918, S. 294).
O. pycnocarpa (ISHIKAWA ibidem).

Umbelliflorae.

Umbelliferae:

Carum carvi (HÅKANSSON 1923, S. 58).
Levisticum officinale (HÅKANSSON 1923, S. 74).

Ericales.

Pirolaceae:

Monotropa hypopitys (STRASBURGER 1900, S. 298; SHIBATA 1902 b, S. 707).
M. uniflora (SHIBATA 1902 a, S. 63, 1902 b, S. 706).
Pyrola rotundifolia (SHIBATA 1902 b, S. 707).

Ericaceae:

Epigaea repens (STEVENS 1911, S. 539).

Empetraceae:

Empetrum nigrum (SAMUELSSON 1913, S. 169).

Primulales.

Primulaceae:

(*Primula officinalis* [DAHLGREN 1916, S. 35]. Die Chromosomenzahl der Endospermkerne spricht für eine doppelte Befruchtung.)

Plumbaginales.

Plumbaginaceae:

Statice bahusiensis (DAHLGREN 1916, Fig. 110).

Plumbagella micrantha (DAHLGREN 1916, Taf. 2, Fig. 45).

Contortae.

Loganiaceae:

Buddleia curviflora (DOP 1913, S. 47).

Gentianaceae:

Chlora perfoliata (STOLT 1921, S. 32).

Erythraea centaurium (STOLT ibidem).

Gentiana acaulis (STOLT ibidem).

G. ciliata (GUIGNARD 1901 d, S. 1271).

G. prostrata (Nach brieflicher Mitteilung von Dr. H. STOLT).

Swertia longifolia (ROSE JACOBSON-PALEY 1920 c, S. 5).

Villarsia reniformis (STOLT 1921, S. 46).

Asclepiadaceae:

Araujia albens (DOP 1903, S. 117).

Asclepias cornuti (FRYE 1902, S. 405; FINN 1925, S. 19).

Comphocarpus fructicosus (DOP 1903, S. 118).

Vincetoxicum nigrum (GUIGNARD 1921, S. 10).

Tubiflorae.

Convolvulaceae:

Convolvulus sp. (PETERS 1908, S. 51).

Cuscuta sp. (PETERS 1908, S. 51).

Borraginaceae:

(*Lappula echinata* [SVENSSON 1923, S. 387]. Bei SVENSSON 1925, S. 96, ist jedoch nur ein Fall erwähnt, wo der eine Spermakern sehr nahe bei dem einen Polkern lag.)

Lithospermum officinale (SVENSSON 1925, S. 97).

Verbenaceae:

Verbena angustifolia (KANDA 1920, S. 62).

Labiatae:

(*Physostegia virginiana* [SHARP 1911, S. 220]. Die Beobachtung ist, wie SCHNARF [1917, S. 35] hervorgehoben hat, sehr fraglich.)

Solanaceae:

Datura laevis (GUIGNARD 1901 d, S. 1270, 1902 a, S. 165).

Hyoscyamus niger (Nach freundlicher Mitteilung meines Kollegen, Privatdozenten Dr. H. SVENSSON).

Nicotiana tabacum (GUIGNARD 1901 d, S. 1269, 1902 a, S. 158; PALM 1922, S. 10).

Solanum nigrum (Nach Mitteilung vom Herrn Dr. H. SVENSSON).

Scrophulariaceae:

Digitalis purpurea (SCHMID 1906, S. 212).

Lathraea squamaria (SCHMID 1906, S. 267).

Linaria vulgaris (SCHMID 1906, S. 190).

Melampyrum silvaticum (SCHMID 1906, S. 258).

Pedicularis foliosa (SCHMID 1906, S. 252).

Penstemon secundiflorus (EVANS 1919, S. 431).

Striga lutea (MARGARET MICHELL 1915, S. 126).

Gesneriaceae:

Monophyllaea Horsfieldii (OEHLKERS 1922, S. 148).

Ramondia Nathaliae (GLIŠIC 1924, S. 87).

Lentibulariaceae:

Utricularia vulgaris v. *americana* (WYLIE u. ALICE YOCUM 1922).

Plantaginales.

Plantaginaceae:

Plantago hirtella (SCHÜRHOFF 1924, Fig. 2).

Rubiales.

Rubiaceae:

Coffea liberica (v. FABER 1912, S. 95).

Caprifoliaceae:

Linnaea borealis (GIGER 1913, S. 46).

Adoxaceae:

Adoxa moschatellina (LAGERBERG 1909, S. 58).

Campanulatae.

Compositae:

Aster undulatus (MARIE OPPERMAN 1904, S. 358).

Cnicus sp. (COULTER u. CHAMBERLAIN 1903, S. 157: »LAND has discovered it in *Cnicus* and possibly in *Taraxacum*»).

Erigeron philadelphicus (LAND 1900, S. 255).

Gnaphalium silvaticum (SCHILLER 1907, S. 141).

G. supinum (SCHILLER ibidem).

G. uliginosum (SCHILLER ibidem).

Cotula turbinata (DAHLGREN 1924, S. 181).

(*Crepis virens* [NAWASCHIN 1915]. Die Endospermkerne haben die triploide Chromosomenzahl.)

(*Grindelia squarrosa* [HOWE 1926, S. 288: »The primary endosperm nucleus . . . shows a protuberance which quite probably represents the second male nucleus».])

Guizotia oleifera (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Helianthus annuus (GUIGNARD 1900 a; NAWASCHIN 1900, S. 227 u. 1909, S. 8 in Sonderabdr.).

Heliopsis patula (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Rudbeckia grandiflora (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

R. laciniata (GUIGNARD ibidem).

R. speciosa (NAWASCHIN 1900, S. 228).

Silphium laciniatum (LAND 1900, S. 256).

Spilanthes oleracea (GUIGNARD 1900 b, S. 156).

Tragopogon orientalis (EICHLER 1906, S. 849).

4. DIE REIHENFOLGE IN DER DIE POLKERNE UND SPERMAKERNE VERSCHMELZEN.

Über dieses Thema wollen wir uns kurz fassen. Alle möglichen Kombinationen sind bekannt und Variationen können sogar bei einer und derselben Pflanze vorkommen. So fand SHIBATA (1902 a, S. 64), dass bei *Monotropa uniflora* die Polkerne normal vor der Befruchtung zusammenschmelzen, bei höherer Temperatur dagegen erst nachher. Bei *Coffea liberica* (v. FABER 1912, S. 95) verschmilzt der Spermakern entweder mit einem freien Polkern oder mit den schon vereinigten Polkernen. Einige andere ähnliche Fälle hätten noch angeführt werden können. Bei einer Menge Pflanzen findet die Fusion der Polkerne erst nach eingetretener Befruchtung statt. Eine extrem späte Bildung des primären Endospermkerns ist bei *Armeria vulgaris* und *Statice bahusiensis* (DAHLGREN 1916, S. 62) beobachtet. Die beiden Polkerne liegen noch bei der Befruchtung in je einem Ende des grossen Embryosackes. Erst nachdem die Embryobildung eine zeitlang gedauert hat, konstituiert sich der Endospermkern durch Zusam-

menschmelzung des unteren Polkerns mit dem oberen von einem Spermakern befruchteten.

Ein recht eigentümliches Verhältnis soll SOUÈGES (1912, S. 234) bei *Adonis autumnalis* beobachtet haben. Die antipodalen Kerne sind hier vom Zweikernstadium des Embryosackes an viel kleiner als die mikropylären. Der kleine antipodale Polkern legt sich dicht an seinen grösseren Partner, worauf ein Spermakern mit jenem kopuliert. Dann verlässt der kleine Polkern den grösseren und begibt sich nach der Mitte des Embryosackes (l. c., S. 236). Dann endlich konstituiert sich der primäre Endospermkern.

5. DER ZUSTAND DER KERNE BEI DER VERSCHMELZUNG.

Es liegt oft ein gewisses Zeitintervall zwischen der Zusammenschmelzung des einen Spermakerns mit dem Eikern einerseits und des anderen mit den Polkernen bezw. dem Endospermkern andererseits. Jene verläuft oft etwas früher als diese. Der eine Spermakern kann deshalb — abgesehen von der Grössenzunahme — in einem vorgeschritteneren Zustand kopulieren als derjenige welcher das Ei befruchtet, wie es z. B. bei *Fritillaria pudica* (SAX 1918, S. 314) und *Polygonum aviculare* (LONAY 1922, S. 31) festgestellt ist. Die männlichen Kerne können entweder in einem relativen Ruhestadium kopulieren oder in einer mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Prophase. Letzteres ist vielleicht von einem gewissen Interesse — siehe unten! —, und ist schon von GUIGNARD (1891, S. 259; 1900 a, Fig. 28 u. 30) bei *Lilium martagon* und *Tulipa silvestris* beobachtet worden. So fand z. B. ERNST (1902, S. 30) bei *Paris quadrifolia*, PACE (1907, S. 367) bei *Cypripedium*-Arten, COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 160) bei *Lilium philadelphicum* und SAX (1916, S. 513) bei *Fritillaria pudica*, dass die Kerne im Spiremstadium fusionieren können. Irgend welche prinzipielle Bedeutung dürfte diesem Umstand nicht zukommen. Also können die Entwicklungsstadien bei der Verschmelzung bei einer und derselben Pflanze variieren, wie PACE (1907, S. 359) bei *Cypripedium* und SAX (1918, S. 314) bei *Fritillaria pudica* gefunden haben.

Eine in vorgeschrittener Prophase stattgefundene Kopulation scheint wenigstens in gewissen Fällen leicht dazu zu führen, dass die Chromosomen der vereinten Kerne in deutlich abgetrennten Gruppen ausgebildet werden, die sogar noch während der Teilung persistieren können. Ausser bei vielen Gymnospermen (siehe TISCHLER 1921—1922, S. 477) ist dies bei einigen Angiospermen konstatiert worden, wie bei *Triticum durum* (SAX 1918, S. 317), *Oryza sativa* (KUWADA 1910),

Trillium grandiflorum (NOTHNAGEL 1918, S. 148) und *Cypripedium*-Arten (PACE 1907, S. 368, Fig. 51—54). Sogar bei der zweiten Teilung des Endospermkerns bei *Lilium martagon* und bei der dritten Teilung bei *Trillium grandiflorum* konnte NOTHNAGEL (l. c., S. 149) noch gelegentlich die drei Chromosomengruppen auseinanderhalten. — Auch ERNST und BERNHARD (1912, S. 178) konstatierten nach der ersten Teilung des Endospermkerns bei *Burmannia candida,* dass die Tochterkerne drei selbständige Chromatinfadennetze aufwiesen, die sich deutlich gegeneinander abgrenzten. Die Chromosomen der drei Komponenten der Fusionskerne dürften sich also in besonderen Gruppen ausbilden und zur Kernteilungsfigur arrangieren. — In Zusammenhang hiermit möge als eine Kuriosität Folgendes erwähnt werden. ISHIKAWA (1918, S. 294), der im befruchteten (also hier diploiden) Endospermkern von *Oenothera* das übliche Vorkommen eines grossen und eines kleinen Nukleolus beobachtet hat, stellte auch fest dass dieses Verhältnis durch viele Kerngenerationen bestehen konnte. Nach der Teilung des Endospermkerns bei Reis und *Burmannia* haben auch KUWADA (1910, S. 276), ERNST und BERNHARD (1912, S. 179) drei Nukleolen in den (hier triploiden) Tochterkernen gesehen.

Einige Fälle zeigen wie erwähnt unzweideutig, dass sich die Chromosomen, wenigstens bei der ersten Teilung des Ei- und Endospermkerns, nicht unter einander vermischen, sondern dazu neigen in ihren ursprünglichen Verbänden zu bleiben. Neulich hat RUYS (1924, S. 446) die interessante Tatsache nachgewiesen, dass bei der ersten Teilung des Endospermkerns bei *Mouriria anomala* sämtliche Chromosomen zu drei und drei angeordnet sind, zwölf deutliche Triaden bildend. Hier haben wir also schon von Anfang an eine besonders starke, wenn auch äusserst regelmässige Durcheinandermischung der Chromosomen der drei ursprünglichen Kerne. Eine paarige Anordnung der Chromosomen bei vegetativen Metaphasen ist ja hie und da seit langer Zeit beobachtet worden.

6. TERMINOLOGISCHES.

Eine botanisch ungeschulte Person würde sich vielleicht unter dem Ausdruck »doppelte Befruchtung» eine Befruchtung des Eies durch zwei Spermakerne vorstellen (siehe S. 209). Das ist wohl auch der mehr oder weniger bewusste Grund weshalb man in der englischen Literatur den Ausdruck oft vermeidet und statt dessen von »fertilization and triple fusion» spricht. — (Nebenbei sei hier erwähnt, dass VAN TIEGHEM (1900, S. 101), der eine krankhafte Neigung hatte neue un-

nötige Fachausdrücke zu schaffen und alte herkömmliche umzutaufen, die primäre Endospermzelle »mésocyste» nennt; nach der Befruchtung wird der Zentralkern als »trophioma» bezeichnet.) — Eine gewisse Abneigung dagegen, die Zusammenschmelzung der Polkerne mit einem männlichen Kern Befruchtung zu nennen, hat sicher auch dazu beigetragen. Indes ist »doppelte Befruchtung» jetzt ein gut eingebürgerter Ausdruck, der wohl kaum eine wirkliche Ungelegenheit verursachen dürfte. Übrigens ist »triple fusion» nur da angebracht, wo wir Embryosäcke mit zwei Polkernen haben. Bei den Oenotheraceen — *Trapa* jedoch ausgenommen — und *Neottia nidus avis* (MODILEWSKI 1918, S. 48) gibt es nur einen Polkern, der also gleichzeitig der primäre Endospermkern ist, und bei verschiedenen Pflanzen kann sich derselbe ja aus vier oder noch mehreren Kernen konstituieren. (In einigen solchen Fällen ist auch die Zusammenschmelzung des primären Endospermkerns mit einem Spermakern beobachtet worden.) Auch bei Pflanzen, wo der primäre Endospermkern normal aus zwei Polkernen entsteht, können gelegentlich auch extra Kerne an der Fusion teilnehmen, was, um bloss ein Paar Beispiele anzuführen, bei *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 44) und *Serapias pseudocordigera* (BARANOW 1916, S. 86) konstatiert ist. — In diesem Zusammenhang sei nebenbei erwähnt, dass bei einigen Pflanzen die Chromosomenzahl des primären Endospermkerns zuweilen das Normale übersteigt, und zwar dadurch dass der untere Polkern — wahrscheinlich meistens aus ernährungsphysiologischen Gründen — mehr als die haploide Chromosomenzahl enthält (siehe u. a. STRASBURGER [1908, S. 482], FRISENDAHL [1912, S. 36] und PALM [1915, S. 46]!).

Nach der Entdeckung der doppelten Befruchtung hat man anfangs recht lebhaft darüber diskutiert, ob man überhaupt berechtigt sei von einer Befruchtung der Polkerne zu sprechen und was der betreffende Vorgang eigentlich zu bedeuten habe. GUIGNARD (1899 a u. b) sprach von einer »pseudofécondation», welche zur Entwicklung einer »sorte d'organisme transitoire qui servira à la nutrition de l'embryon» führte. MOTTIER (1904, S. 180) ist von ähnlicher Auffassung. Er betont, dass wir es hier mit »purely vegetative fusions» zu tun haben, »and that we are not justified in attributing to such nuclear fusions the idea of sexuality». STRASBURGER (1900, S. 301) sieht in der Befruchtung zwei verschiedene Sachen, nämligen teils ein Überführen von Erbanlagen (»generative Befruchtung») und teils einen die Entwicklung veranlassenden Anstoss (»vegetative Befruchtung»). Trotzdem er die Xenieerscheinungen bei Mais gut kennt, will er doch die Verschmelzung der

primären Endospermkerne mit einem männlichen Kern in die Kategorie der »vegetativen Befruchtung» setzen. NAWASCHIN (1900, S. 229) dagegen sieht gerade in den Xenieerscheinungen eine wichtige Stütze für seine Ansicht, dass hier eine wahre Befruchtung vorliege, und ähnliche Meinungen sind auch von CORRENS (1901, S. 97) wie auch anderen Verfassern ausgesprochen worden. Die zuletzt angeführte Auffassung ist allerdings die, welche mir ohne Bedenken am meisten zusagt, aber in der Tat bedeutet es ja herzlich wenig ob man die betreffende Kernverschmelzung eine »wahre», »falsche» oder »vegetative» Befruchtung nennt.

HOFMEISTER und STRASBURGER, die beiden Altmeister der Embryologie, sehen, wie später COULTER und CHAMBERLAIN (1903, S. 183), in der Entstehung des Endosperms der Phanerogamen eine verzögerte Prothalliumbildung. »Die fractionierte Prothalliumbildung» (STRASBURGER 1900, S. 310) ist als eine Anordnung für Materialersparnis zu betrachten für den Fall dass Befruchtung ausbleiben sollte. Durch die Entdeckung der doppelten Befruchtung und der Xenieerscheinungen wurde ein vor bald vierzig Jahren aufgeworfener Gedanke von LE MONNIER (1887, S. 142) aktualisiert — der die Verschmelzung der Polkerne als eine Art Befruchtung angesehen hat —, dass das Endosperm eigentlich auch eine Art Embryo, »une plante accessoire», wenn auch »toujours thalliforme», sei. Die Auffassung des Endosperms als ein besonderer Nährembryo [1] sagt NAWASCHIN sehr zu. Da die Homologie zwischen den Endospermen der Angiospermen und Gymnospermen

[1] TREUBS und LOTSYS oft erwähnte Angaben, dass sich der Embryo bei *Balanophora* aus einer Endospermzelle entwickeln sollte, kann nicht als eine Andeutung für die Embryonatur des Endosperms angesehen werden, denn ERNST (1913) hat nachgewiesen, dass sich der Embryo in der Tat, wie gewöhnlich, aus der Eizelle entwickelt. CHODAT und BERNHARD (1900, S. 7) vermuten, dass sich ein Endospermembryo bei *Helosis guyanensis* ausbildet, aber das ist auch unrichtig (UMIKER 1920, S. 45). Auch YORK'S (1913, S. 200 u. 206) eigentümliche Angaben über die Entwicklung von zwei *Dendrophtora*-Arten dürften sich mit der Zeit wohl auch als unrichtig erweisen.

Wir haben jedoch einige tatsächliche Beispiele zufälliger Ausbildung von Embryonen aus dem Endospermgewebe, die in diesem Zusammenhang angeführt werden sollen. ROSENBERG (1907, S. 162) stellte bei *Hieracium excellens* einen derartigen Endospermembryo fest, und SCHNARF (1919, S. 16) glaubt bei *Hieracium aurantiacum* wahrscheinlich welche gesehen zu haben. Bei ein paar Arten derselben Gattung, *H. flagellare* und *H. aurantiacum*, hat HABERLANDT (1921, S. 875—877) ebenfalls Endospermembryonen beobachtet. Bei *Ammi majus* meint HÅKANSSON (1923, S. 55) Embryonen beobachtet zu haben, die wahrscheinlich durch Teilung einer oder mehrerer Endospermzellen entstanden sein dürften.

also in Frage gestellt ist, schlägt TRELEASE (1916, S. 242) vor, dasselbe bei den erstgenannten *Xeniophyt* zu nennen, ein sicherlich totgeborener Vorschlag. STRASBURGER (l. c.) findet es am besten das Wort Prothallium bei Besprecheungen von Gymnospermen und Endosperm bei Angiospermen zu benutzen. Hiermit haben wir pflichtschuldig die betreffende Diskussion erwähnt, ohne es für nötig zu halten irgend welche dii minores aufzuzählen denen es beliebte eine Meinung zu äussern.

7. EINIGE VERSUCHE DEN EMBRYOSACKBAU DER ANGIOSPERMEN MIT DEN VERHÄLTNISSEN BEI DEN GYMNOSPERMEN ZU HOMOLOGISIEREN.

Die Spekulationen über die Homologie des Embryosackes bei den Phanerogamen mit der Gamophytgeneration bei den Gymnospermen sind natürlich lebhaft gewesen. Vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus ist doch der Embryosack so schwer zu deuten, dass es einem vielleicht fraglich scheint, ob überhaupt etwas Wertvolles aus derartigen Homologiespekulationen zu erwarten ist, sie mögen noch so verlockend erscheinen. In Zusammenhang mit der doppelten Befruchtung wollen wir uns doch in aller Kürze bei zwei von diesen Anschauungen aufhalten.

Ein gewisses Aufsehen hat PORSCH's (1907) Theorie erregt. Den achtkernigen Embryosack betrachtet er als einen Gametophyt, der nur aus zwei umgebildeten Archegonien besteht: dem Eiapparat mitsamt dem einen Polkern einerseits und den Antipoden samt dem anderen Polkern andererseits. Die Synergiden hält er also für homolog mit Halszellen und den Polkern für homolog mit einer Bauchkanalzelle. Der Umstand dass man bei einigen Gymnospermen beobachtet hat, dass sich der Bauchkanalkern nach der Befruchtung des Eies teilen kann — ja, bei *Thuja* nach LAND mit einem Spermakern sogar zusammenschmelzen kann —, soll nach ihm seine Ansicht über die Homologie des Bauchkanalkerns mit dem Polkern unterstützen. »Wir finden also», schreibt er (l. c., S. 11), »demzufolge gerade das für den Embryosack der Angiospermen als Hauptunterscheidungsmerkmal charakteristische sekundäre Endosperm, wenn auch in schwacher Ausbildung, schon in verschiedenen Gymnospermengruppen verbreitet». Bei *Ephedra campylopoda* hat STEPHANIE HERZFELD (1923 S. 255 u. 257) mehrmals eine »Doppelbefruchtung» festgestellt. Sonstige Literatur, die derartige beobachtete oder vermutete Fälle bei den Gymnospermen behandelt, findet man in ihrer Arbeit (l. c., S. 259) angeführt.

Einige Worte müssen wir über die wenig durchdachte Auffassung verlieren, die von SCHÜRHOFF (1919) vertreten wird, und die ich schon 1920 in meinen Vorlesungen scharf kritisieren musste. Nach ihm ist die eine Synergide eine Schwesterzelle des Eies und infolgedessen homolog mit einer Bauchkanalzelle (eine ganz unrichtige Behauptung; man könnte massenhaft Fälle anführen, wo der Eikern und der obere Polkern Töchter desselben Kerns sind); die andere Synergide dagegen, ebenso wie die übrigen Zellen und Kerne, sollten Prothalliumcharakter haben. »Dass bei der Befruchtung», schreibt er (l. c., S. 165), »der sekundäre Embryosackkern mit dem einen Spermakern verschmilzt, ist an sich unwesentlich». Bei den Gymnospermen degeneriert der eine Spermakern, da das Endosperm bei der Befruchtung schon zellulär ist; bei den Angiospermen dagegen, mit ihren freien Polkernen, tritt eine Fusion ein, weil eine Tendenz zu verschmelzen in einem Spermakern liegt. Die einige Male beobachtete Synergidbefruchtung »entspricht genau der Verschmelzung des Spermakerns mit dem oberen Polkern», denn nach SCHÜRHOFF's Erklärung sollte ja die eine Synergide Prothalliumcharakter haben gleich wie die Polkerne. Dass die beiden Synergiden ungleichwertig sind findet er (l. c., S. 164 u. 166) dadurch bestätigt, dass bei der Befruchtung oft nur eine Synergide zerstört wird nämlich gerade die, welche mit der Bauchkanalzelle homolog ist (!).

(Gegen SCHÜRHOFF's Argumentation wären übrigens noch andere Einwendungen zu machen. So stellt er sich vor, dass die sechzehnkernigen Embryosäcke die primitivsten seien, »da z. B. bei *Penaeaceae* eine Tetradenteilung der Bildung des 16-kernigen Embryosackes vorausgeht —». STEPHENS [1909] hat doch selbst gezeigt, dass die in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlichte Angabe über die Ausbildung von Tetradenzellen unrichtig war.)

V. ZUR GENETIK DES ENDOSPERMS.

1. XENIEBILDUNGEN UND ECTOGONIEERSCHEINUNGEN.

In seiner berühmten Arbeit über Pflanzenmischlinge hat FOCKE (1881) als Motto über den anhangsweise mitgenommenen Abschnitt, der Xenien, Pfropfbastarde und Pseudogamie behandelt, folgende Worte von SENECA gesetzt: »Veniat tempus quo ista, quae nunc latent, in lucem dies extrahat». Seine Hoffnung ist nicht zuschanden geworden. Das Rätselhafte dieser Erscheinungen ist jetzt zum grossen Teil beseitigt. Nicht zum wenigsten gilt dies für die von FOCKE mit dem

Namen Xenien bezeichneten Erscheinungen, d. h. an anderen Teilen als dem Embryo durch fremden Blütenstaub bewirkte Abänderungen.

Durch die Entdeckung der doppelten Befruchtung erhielt man eine Erklärung der schon seit Alters her bekannten Erscheinung, dass auch das Endosperm, ein Gewebe ausserhalb des eigentlichen Embryos, einen Einfluss der pollenliefernden Pflanze aufweisen konnte. Unabhängig von einander haben auch sofort CORRENS (1899) und DE VRIES (1899 u. 1900) eingesehen, dass man hier die endgültige Erklärung des betreffenden Phänomens hatte.

FOCKE verstand unter dem Ausdruck Xenien nicht nur Einwirkungen auf das Endosperm sondern auch einige andere angegebene Fälle der Einwirkung von fremdem Pollen auf andere Teile der Mutterpflanze, z. B. auf Form und Farbe der Frucht. Wie er selbst unterstrichen hat, sind die Angaben über derartige Xenien oft sehr zweifelhaft. Sie finden sich meistens in gärtnerischen Zeitschriften und stammen von Personen, denen es sowohl an botanischer Schulung als auch an kritischem Blick zu mangeln scheint. Mehrere Verfasser weisen auch bestimmt jede Möglichkeit eines männlichen Einflusses auf andere Teile als das Endosperm zurück. Indessen gibt es Angaben von rätselhaften Xenieerscheinungen, die man nicht, da sie experimentell hervorgerufen sind, ohne weiteres als Schwindel oder vegetative Mutationen abfertigen kann. Über einige solche Fälle habe ich in einem Aufsatz im »Festskrift för W. JOHANNSEN» berichtet (DAHLGREN 1927). Man könnte sich ja denken, dass chemische Einflüsse vom wachsenden Embryo oder Endosperm in gewissen Fällen eine Abweichung vom Normalen bei der Frucht induzieren könnten.

WALLER (1917, S. 282) hat vorgeschlagen, dass man allen anderen, nicht direkt von der doppelten Befruchtung abhängigen Erscheinungen, die Bezeichnung *Ectogonie* (»ectogony») geben soll und FOCKE's Terminus Xenien den männlichen Einflüssen auf die Endosperme vorzubehalten. Da es ja selbstverständlich ist, dass man zwei verschiedene Fachausdrücke für zwei verschiedene Erscheinungen haben muss, so ist zu hoffen, dass WALLER's Vorschlag durchschlagen wird. Übrigens hat schon DE VRIES (1900, S. 133) in seiner Arbeit über Bastardendosperme geschrieben: »Ou pourrait dès maintenant diviser les xénies en deux groupes, dont l'un contiendrait les cas d'hybridation de l'endosperme, comme dans le Maïs, tandis que l'autre groupe serait provisoirement réservé aux xénies douteuses».

2. FÄLLE WO BEI REZIPROKEN KREUZUNGEN DER MÜTTERLICHE ENDOSPERMTYPUS DOMINIERT.

Eine monohybride Pflanze muss nach Selbstbefruchtung nicht drei sondern vier Sorten Samen liefern, wenn die Konstitution des Endosperms (*AAA, AAa, aaA* und *aaa*) und nicht die des Embryos berücksichtigt wird. Von einer dihybriden Pflanze bekommen wir bekanntlich 9 verschiedene Embryogenotypen; Endosperme aber in 16 verschiedenen Arten. Eine Trihybride liefert 27 Arten Embryonen, aber 64 Endospermtypen u. s. w. Dies sieht man ja ohne weiteres ein.

Schon CORRENS ist bei seinen Untersuchungen über Maisendospermen auf einige bemerkenswerte Verhältnisse gestossen. Nach gewissen Kreuzungen fand er nämlich, dass das Ergebnis verschieden ausfiel, wenn die Stammrassen ihre Rollen als Männchen und Weibchen tauschten. Das Endosperm glich mehr der als Weibchen dienenden Sorte als derjenigen, die als Männchen verwendet wurde. In bezug auf die Form der Aleuronzellen dominierte vollständig der Typus der Muttersorte, in welcher Richtung die Kreuzung auch ausgeführt wurde (CORRENS 1901, S. 90). Bei der Befruchtung des primären Endospermkerns beim Mais trägt ja die mütterliche Pflanze mit einer noch einmal so grossen Dosis von Erbfaktoren wie die väterliche Pflanze bei, und CORRENS (1899, S. 416; 1901, S. 96) sah auch hierin die Erklärung seiner Beobachtungen ($aa > A$; $AA > a$).

In einer Arbeit von EAST und HAYES (1911), die mir leider nicht zugänglich war, wird laut einer späteren Abhandlung derselben Verfasser (1915, S. 12) mitgeteilt: »That CORRENS' assumption was unnecessary in the case of aleuron colour, the aberrant ratios obtained being due to the interaction of several factors —».

HAYES und EAST (1915), wie später noch andere, haben auch Fälle einer kumulativen Wirkung zweier Faktoren bei Mais beobachtet[1]. Nach der Verbindung Flour × Flint z. B. (*v. amylacea* × *indurata*; jene hat ein mehliges, diese ein überwiegend horniges Endosperm)

[1] BLARINGHEM (1925, S. 389) hat bei Kreuzung verschiedener *Triticum*-Arten gefunden, dass die reziproken Kombinationen meistens keine identischen Endospermtypen liefern, sondern dass sie sich in bezug auf Form, Gewicht und Grösse bedeutend unterscheiden können. Es kann wohl kaum nur darauf beruhen, dass die Endospermen von den Typen *AAa* und *aaA* sind, sondern wie er schreibt (l. c., S. 391: »Les déformations caractéristiques des ovaires par certaines pollens faut soupçonner le périépéties d'une lutte entre la mère et l'embryon illégitime ou, tout au moins, des déséquilibres suffisents pour expliquer la mortalité prématurée de certains combinasions».

erhielt man Samen vom Flour-Typus, aber nach der umgekehrten Kreuzung solche von Flint-Typus. Der Charakter der Mutterpflanze dominierte also. Nach der Selbstbefruchtung der F_1-Pflanzen trugen die Kolben 2439 Flour- und 2493 Flintsamen, also eine Spaltung 1 : 1, wie aus folgendem Schema hervorgeht:

♂-Gameten		*A*	*a*	
Zwei Polkerne	*AA*	*AAA*	*AAa*	= *A*-Typus
	aa	*aaA*	*aaa*	= *a*-Typus

Die Hälfte dieser Flour- bezw. Flintsamen erwiesen sich als konstant, die andere Hälfte dagegen zeigte die Spaltung 1 : 1 in den Kolben der Pflanzen. Ebenso erhielt man bei der Rückkreuzung der F_1-Exemplare mit den *beiden* Elterntypen dasselbe Verhältnis zwischen den zwei Samensorten:

F_1-Endosperme	F_1-Embryo	Polkern-paare	♂-Gameten	Endosperme	Embryonen
AAa	*Aa*	*AA* u. *aa*	*A*	*AAA* u. *aaA*	*AA* u. *Aa*
aaA			*a*	*AAa* u. *aaa*	*Aa* u. *aa*

Nebenbei möchte ich hier hervorheben, dass diese Resultate die sog. Präsenz-absenz-Theorie ad absurdum führen. Dieselbe ist ja von einigen Forschern (wie CORRENS 1915 und BAUR 1922) angegriffen worden; von vielen anderen aber mehr oder weniger unreflektiert acceptiert worden. Unter Anwendung der Präsenz-absenz-Formulierung hätten wir ja in den vorliegenden Fällen das paradoxale Verhältnis bekommen, dass zwei Absenz-Faktoren über einen Präsenz-Faktor dominieren sollten (!).

3. DIE ENTSTEHUNG VON MOSAIKENDOSPERMEN.

Seit langer Zeit sind eigentümliche Mosaiksamen nach Kreuzungen bei Mais bekannt. So kann ein Stärkeendosperm Partieen desselben Charakters enthalten wie der Zuckermais, ein farbloses oder schwach gefärbtes Endosperm kann anders oder stärker gefärbte Flecken aufweisen. WEBBER (1900, S. 34) hat die Vermutung aufgeworfen, dass die Polkerne und einer der Spermakerne zuweilen nicht mit einander verschmelzen sondern sich unabhängig von einander teilen, wodurch also Zellpartieen verschiedenen Charakters entstehen könnten. Eine

zweite Möglichkeit die Mosaikendospermen zu erklären wäre, seiner Meinung nach, in der Fusion des Spermakerns mit nur einem Polkern [1] zu suchen. Der andere würde sich auch nachher, unbeeinflusst durch den männlichen Kern, teilen können. CORRENS (1901, S. 98) kritisiert WEBBER's Auffassung unter Hervorheben der Konsequenzen, indem man in gewissen Fällen bei einem und demselben Samen annehmen müsse, teils dass der Spermakern mit dem Endospermkern tatsächlich fusioniert habe, teils nicht. Ein Samen z. B., dessen Aleuronschicht auf blassviolettem Grunde dunklere Flecken zeigt, muss nämlich nach ihm so gedeutet werden: »der ganz abgestuft gefärbte Grund wäre durch Befruchtung der Polkerne entstanden, die scharfen dunklen Flecke durch parthenogenetische Entwicklung des zweiten Spermakernes».

EAST (1913, S. 218) behauptet, mirabile dictu, dass CORRENS in seiner ebenerwähnten Arbeit sich WEBBER's Auffassung angeschlossen habe, was ja ganz unrichtig ist. EAST konstatiert, dass die rote Farbe bei Maissamen auf der Mitwirkung zweier Faktoren *C* und *R* beruht. Ein dritter Faktor *P* bringt zusammen mit den beiden anderen eine purpurne Farbe zustande. Eine Kreuzung zwischen den zwei ungefärbten Typen *CCrr* und *ccRR* gibt folglich gefärbte Samen. Unter 60000 Samen fand nun EAST (l. c., S. 120) sechs, die nur an einer Seite gefärbt waren. Mit allem Recht zieht er hieraus den Schluss, dass die eine Hypothese WEBBER's, einer »parthenogenetischen» Entwicklung eines Spermakerns, unrichtig ist — die gefärbte Partie ist ja durch Mitwirkung zweier Faktoren von beiden Eltern entstanden —, hält aber eine selbständige Entwicklung des einen Polkerns nicht für ausgeschlossen. Er denkt sich auch im Anschluss an einen vorhergehenden Aufsatz, dass eine vegetative Spaltung (bud sport) möglicherweise ein Erklärungsgrund sein könnte.

EMERSON [2] (1915, S. 243) hat WEBBER's zweite Hypothese wider-

[1] Neulich hat MANGELSDORF (1926, S. 576) die Vermutung ausgesprochen, dass die von ihm zuweilen beobachteten Miniatursamen bei Mais — die einen normalen Bau aber reduzierte Grösse haben — nach der Verschmelzung des einen Spermakerns mit nur einem Polkern entstanden seien. Diese Vermutung hat er aber in keiner Weise zytologisch stützen können. Da der primäre Endospermkern, wie ich auch auf S. 195 betont habe, nach der Befruchtung sowohl di-, tri- als auch polyploid sein kann, und weiter, da die Chromosomenzahlen in einem und demselben Endosperm bedeutend schwanken können, dürfte die Erklärung MANGELSDORF's als sehr problematisch anzusehen sein.

[2] Auf Seite 241 und 258 behauptet EMERSON eigentümlicherweise, wie vorher EAST, dass CORRENS dieselbe Hypothese wie WEBBER aufgestellt hat.

legt. Er hat nämlich die Kreuzung zwischen den ungefärbten Typen, *CCrrPPss* × *ccRRPPSS*, ausgeführt, wobei *S* ein Faktor ist, der Zuckermais zu Stärkemais verändert. Das Ergebnis war purpurne Stärkesamen *CcRrPPSs*, oder in bezug auf das Endosperm vielleicht richtiger *CCcRrrPPPSss*. Zwei abweichende Samen kamen doch vor. Der eine war ganz stärkeführend, seine Aleuronschicht war aber zur Hälfte purpurn, zur Hälfte ungefärbt; der andere Samen war gänzlich purpurn, bestand aber nur zu $^2/_5$ aus stärkeführenden Zellen, der Rest war vom Zuckermaistypus. Wenn hier eine selbständige Endospermentwicklung aus einem Polkern vorläge, so gäbe es: 1:o) unter der ungefärbten Kleberschicht keine stärkeführenden Zellen; 2:o) wäre das Zuckerendosperm nicht von purpurnen Aleuronzellen überlagert.

Es ist nicht meine Absicht hier alles zu erwähnen was über das Vorkommen von Mosaikendospermen mitgeteilt ist. Ich beschränke mich darauf in aller Kürze zwei andere Arbeiten von EMERSON zu besprechen, da das betreffende Problem durch seine Untersuchungen die endgültige Lösung erhalten zu haben scheint. Er (1918) hat nachgewiesen, dass eine partielle Veränderung der Samen nur dann konstatiert ist, wenn der dominierende Endospermfaktor, z. B. der Farbenfaktor *C*, vom Vater kommt und die zwei rezessiven von der Mutterpflanze, also in Endospermen vom Typus *ccC*. Nach der umgekehrten Kreuzung, *CCc*, oder in den Endospermen von der Konstitution *CCC*, hat man keine Veränderung beobachtet. EMERSON betont, dass zwei Möglichkeiten einer Erklärung vorliegen: 1:o) eine Mutation $C \rightarrow c$ oder 2:o) eine sog. »non-disjunction», d. h. dass bei einer Teilung ein Chromosom zum verkehrten Pol geht. In *ccC*-Endospermen ist nur eine Mutation oder eine Anomalie bei einer Teilung nötig um unmittelbar eine sichtbare Veränderung hervorzurufen, indem Zellen vom Typus *ccc* bezw. *cc* entstehen können. Bei *CCC*- oder *CCc*-Endospermen müssen drei bezw. zwei gleichzeitige oder sukzessive Mutationen oder non-disjunctions eintreffen um denselben Effekt zustande zu bringen, und dies ist natürlich der Grund, weshalb man bei Endospermen von diesen Typen keine Abweichungen beobachtet hat. Um in einem gewissen Falle entscheiden zu können, was für eine Veränderung in der genotypischen Beschaffenheit der abweichenden Zellen tatsächlich stattgefunden hat, ist es, wie EMERSON hervorhebt, notwendig zu untersuchen, wie sich gekoppelte — in einem und demselben Chromosom befindliche — Erbfaktoren in Bezug auf Kleberschicht und Hauptmasse des Endosperms bei der Bildung von Anomalien verhalten.

In seiner wichtigen und interessanten Arbeit vom Jahre 1921 hat EMERSON teils seine vorhergehenden Untersuchungen referiert, teils über die Ergebnisse derartiger Bastardierungen berichtet. Bei der Kreuzung von *ccwxwx* (farblos, wachsartig) mit *CCWxWx* (gefärbt, hornig) werden die Xenien, *ccCwxwxWx*, gefärbt mit horniger Konsistenz. Ausser etwa 23810 derartigen Samen entstanden 55 Stück mit einem oder mehreren, grösseren oder kleineren ungefärbten Flecken, die von wachsartigem Endosperm unterlagert waren. Wollte man diese Abweichungen durch Mutationen erklären, müsste man ja annehmen, dass in einem und demselben Chromosom sowohl *C* zu *c* als auch *Wx* zu *wx* verändert seien, was ja doch wenig wahrscheinlich ist. Wenn dagegen einer der Tochterkerne durch non-disjunction oder auf irgend eine andere Weise das Chromosom mit *CWx* verliert, so muss ja die unmittelbare Folge davon werden, dass sich eine Partie mit lauter *ccwxwx*- anstatt *ccCwxwxWx*-Zellen ausbildet. Diese Erklärung hat daher die grösste Wahrscheinlichkeit für sich, auch wenn EMERSON nicht den direkten zytologischen Beleg für seine Auffassung hat vorbringen können. Das Vorkommen von non-disjunction und die genetische Bedeutung desselben ist ja mit voller Evidenz bei *Drosophila* (siehe z. B. MORGAN, BRIDGES u. STURTEVANT 1925) dargelegt worden; aber auch bei Pflanzen sind solche Anomalien bei Kernteilungen von mehreren Forschern beobachtet, diskutiert und ihre genetische Bedeutung festgestellt (besonders bei *Oenothera* und *Datura*) worden. Ich kann hier nebenbei u. a. auf ROSENBERG (1918), BELLING u. BLAKESLEE (1924, S. 116) samt BELLING (1925, S. 251) verweisen.

EMERSON berichtet in seiner ebenerwähnten Arbeit von drei Samen, wo sich das Endosperm unter den farblosen Flecken als hornig erwies, was ja auf eine Mutation des Faktors *C* zu *c* im *CWx*-Chromosom hindeutet (l. c., S. 414).

4. KRITIK EINER BEHAUPTUNG VON FUJII UND KUWADA.

FUJII und KUWADA (1916, S. 87) — die sich etwas anspruchsvoll vorstellen, sie wären zuerst auf den Gedanken gekommen den Genotypus des Endosperms in bezug auf seinen triploiden Charakter mit *AAa* u. s. w. zu bezeichnen — haben CORRENS den Vorwurf gemacht, dass er die Konsequenzen aus der eigenartigen genetischen Konstitution des Endospermgewebes nicht gehörig gezogen habe. CORRENS hat — ausgehend von den klassischen Versuchen NILSSON-EHLE's mit, hinsichtlich der Samenfarbe, trifaktoriellen Weizenpflanzen — die Ur-

sache der kontinuierlichen Variation in F_2 durch eine Annahme völliger Gleichwertigkeit aller Farbenfaktoren zu veranschaulichen versucht. Man erhält da nach der Kreuzung *AABBCC* × *aabbcc* in F_2 eine Abstufung der Intensität der roten Farbe zwischen 6—1. Nun meinen die beiden obengenannten Verfasser, dass man mit Rücksicht auf den triploiden Charakter des Endosperms statt dessen eine Farbenskala 9—1 hätte bekommen sollen; »and the result will be more in accordance with the fact of all possible gradations of red colour of the wheat seeds in question». Ich muss jedoch betonen, dass ihre Beweisführung ganz unrichtig ist, da die rote Farbe der fraglichen Weizenkörner sich in denjenigen Zellen befindet, die zum inneren Integument (NILSSON-EHLE 1914, S. 178) und nicht zum Endosperm gehören.

5. HETEROSIS.

Gleichwie die Bastarden oft eine grössere oder kleinere Luxuriierung gegenüber den Eltern zeigen, ist dies zuweilen auch mit den Xenien der Fall (Vgl. CORRENS 1901, S. 26, 28, 30, 81 u. 95; JONES 1918 u. a.). Wie ein solches Verhältnis zustande kommt lassen wir hier beiseite, wollen nur die Tatsache feststellen. JONES (l. c., S. 332) teilt mit, dass die Kreuzung *Triticum sativum* v. *durum* × v. *vulgare* eigentümlicherweise Samen mit reduziertem und eingeschrumpftem Endosperm lieferte. Die Bastardembryonen wuchsen jedoch zu Pflanzen aus, die höher als die Eltern waren.

In diesem Zusammenhang möchte ich vielleicht auf eine Mitteilung von Miss SARGANT (1900, S. 710) aufmerksam machen, dass die Entdeckerin der doppelten Befruchtung bei *Caltha palustris*, Miss THOMAS, ebenso wie später NĚMEC (1910, S. 502) und nach ihrem Muster einige andere Verfasser in der doppelten Befruchtung eine Anordnung sehen, die den Embryo in einer Umgebung nicht ausschliesslich mütterlichen Charakters entwickeln lässt. Diese teleologische Auffassung hat ja einen rein hypothetischen Charakter und mag hier nur nebenbei erwähnt werden.

VI. AUSBLEIBEN DER DOPPELBEFRUCHTUNG.

Es hat sich gezeigt, dass die doppelte Befruchtung für die Angiospermen in allerhöchstem Grade charakteristisch ist, ein wahrer character essentialis. Indes kennt man einige Fälle, wo die Fusion

zwischen einem Spermakern und den Polkernen ausgeblieben ist. Bei den Orchideen, wo Polkerne und Spermakern immer miteinander in Kontakt gelangen, kommt es nicht so selten vor, dass eine Verschmelzung ausbleibt. Als NAWASCHIN (1900, S. 229) diese Entdeckung bei *Arundina speciosa* und *Phajus Blumei* machte, glaubte er die Ursache der ausgebliebenen Endospermbildung bei den Orchideen gefunden zu haben. Bei vielen hierhergehörigen Pflanzen ist ja doch eine Polkernfusion und eine wirkliche Doppelbefruchtung beobachtet, ohne dass deshalb eine Endospermbildung eintritt. Ausser bei den obenerwähnten Orchideen hat man bei *Orchis Traunsteineri* (FUCHS u. ZIEGENSPECK 1924, S. 44) konstatiert, dass die Verschmelzung der drei Kerne ausblieb. Bei einigen Orchideen scheint nur ausnahmsweise eine Fusion zustande zu kommen, wie bei *Herminium monorchis* (BARANOW 1924) und *Himantoglossum hircinum* (HEUSSER 1915, S. 270). Bei *Oncidium praetextum* (AFZELIUS 1916, S. 211) scheint äusserst selten eine Verschmelzung zwischen dem Spermakern und dem oberen Polkern stattzufinden. Bei der Gattung *Cypripedium* fand PACE (1907, S. 366), dass in gewissen Fällen keine »triple fusion» eintritt. Zuweilen kann diese Fusion auch bei *Phajus grandiflorus* (SHARP 1912, S. 376) und *Serapias pseudocordigera* (BARANOW 1916, S. 86) ausbleiben. Dergleichen hat übrigens schon STRASBURGER (1900, S. 295) beobachtet. (Bei den auch embryologisch gesehen sehr eigenartigen endospermlosen Podostemaceen gelang es MAGNUS [1913, S. 283] bei *Lawia zeylanica* die doppelte Befruchtung zu beobachten, nicht aber bei anderen Formen wie *Podostemon subulatus* und *Hydrobium olivaceum* [l. c., S. 291 u. 300]. Bei einem solchen Typus wie *Dicraca elongata* dürfte man kaum eine Dobbelbefruchtung zu erwarten haben.)

Diese schwankenden Verhältnisse sind natürlich vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus leicht zu verstehen. Ohne Zweifel stammen die Orchideen von Pflanzen her, die eine normale doppelte Befruchtung als Einleitung zur Endospermbildung hatten. Sobald diese letztere, im Zusammenhang mit der allgemeinen Reduktion der Samen, aufhört (bei der Gattung *Cypripedium* hat PACE [1907, S. 361] vier freie Endospermkerne beobachtet, und AFZELIUS [1916, S. 193 u. 201] sah bei *Paphiopedilum insigne* — d. h. ungefähr derselben Gattung — und bei *Chamorchis alpina* zwei solche), beginnt nun auch die Fusion der Polkerne unter einander und mit dem Spermakern, sit venia verbo, zu verklingen. — Wir haben vorher die interessante Erscheinung erwähnt, die PACE (1913) bei der apogamen *Zephyranthes*

texana nachgewiesen hat, wo das Ei nicht befruchtet wird, wohl aber der eine Spermakern immer noch mit den Polkernen fusioniert, offenbar eine Reminiszenz an die normalsexuellen Vorfahren.

Es liegen Mitteilungen darüber vor, dass auch bei anderen Pflanzen als Orchideen nur Eibefruchtung vorkommen soll. So behaupten ETHEL COOKE und ADELINE SCHIVELY (1904, S. 387) dass bei *Epiphegus virginiana* (*Orobanchaceae*) die Endospermbildung vor der Befruchtung beginnt. Wenn das Ei befruchtet ist, kann man laut ihren Angaben im Pollenschlauch immer einen degenerierenden Kern beobachten, der — wie sie vermuten — der andere nicht funktionierende Spermakern ist. AMELIA SMITH (1901, S. 119), die allerdings die Entwicklung von *Aphyllon uniflorum* nicht verfolgt hat, glaubt an eine Endospermbildung vor der Befruchtung. »Such formation of precocious endosperm», schreibt sie, »is common throughout the *Orobanchaceae*, and in *Aphyllon* ist seems to take place to a greater degree than in *O. speciosa*, as described by KOCH.» Bei *Martynia lousiana* (FLORA ANDERSON 1922, S. 151) teilt sich der Endospermkern gewöhnlich vor der Ankunft der Pollenschläuche. Von dem einen Spermakern vermutet sie ebenfalls, dass er im Pollenschlauch zurückbleibt. Bei einem Paar Vertretern der Familie *Gesneriaceae, Ramondia Nathaliae* und *R. serbica* hat GLIŠIC (1924, S. 87, Fig. 22 u. 50) eine regelrechte Eibefruchtung beobachtet; die Fusion des primären Endospermkerns mit einem Spermakern ist dagegen ganz fakultativ und bleibt sehr oft aus.

Ein paar ältere Angaben von SCHAFFNER (1896, S. 127; 1897, S. 256) und FINK (1899, S. 146), dass bei *Alisma plantago, Sagittaria variabilis* und *Rumex verticillatus* der eine Spermakern im Pollenschlauch zurückbleibt, dürften nicht allzu ernst zu nehmen sein. Dasselbe gilt wohl auch von WIEGAND'S (1900, S. 36) Mitteilung, dass einer der Spermakerne in der zweikernigen generativen Zelle bei *Potamogeton foliosus* degeneriert, sobald ein Kontakt mit dem Ei erreicht ist.

Es sind auch in jüngerer Zeit einige schwach begründete Vermutungen geäussert worden, dass die doppelte Befruchtung bei einigen Pflanzen ausbleibt. BRENNER (1922, S. 26) ist nicht davon überzeugt, dass sie bei *Luzula campestris* stattfindet, da er nicht, wie zu erwarten war, 27 Chromosomen im Endosperm vorfand, sondern die Anzahl eher auf 18 schätzen will. O'NEAL (1923, S. 143) hat — im Gegensatz zu anderen Untersuchern von *Oenothera*-Arten — keine doppelte Befruchtung bei *Oenothera rubrinervis* beobachtet »and has the feeling

that it does not occur in this plant». SUESSENGUTH (1921, S. 17) teilt von *Dioscorea sinnata*, deren Entwicklung er jedoch nicht näher studiert hat, mit, dass das Endosperm anscheinend diploid, nicht triploid ist. PERCIVAL (1921) behauptet, er habe bei Weizen Fälle gesehen, wo Endospermbildung eingetreten sei, trotzdem der eine Spermakern im Pollenschlauch zurückblieb. WATKINS (1925, S. 331) hat diese Angabe PERCIVAL's kritisiert.

Ein ganz zufälliges Ausbleiben der doppelten Befruchtung hat GUIGNARD (1921, Fig. 41) in einer Samenanlage bei *Vincetoxicum nigrum* beobachtet, wo sich das Ei mehrmals geteilt hatte, während die Polkerne noch immer nicht verschmolzen waren. Derjenige Spermakern, der für die genannten Kerne bestimmt war, lag noch im Pollenschlauch. Wenn wir den drei Damen, BENSON, SANDAY und BERRIDGE (1906, S. 41) glauben dürfen, so haben sie, wie gesagt, einmal bei *Carpinus betulus* beobachtet, dass die beiden Spermakerne eines Pollenschlauches je eine Eizelle in zwei verschiedenen Embryosäcken befruchtet hatten.

Eine zufällig ausgebliebene Doppelbefruchtung dürfte wohl auch die Ursache davon sein, dass die Polkerne bei gewissen Pflanzen trotz beginnender Embryobildung und gegen die Norm nicht verschmolzen sind, oder dass sich der primäre Endospermkern nicht geteilt hat, wie z. B. CAVARA (1915, S. 273) bei *Calendula arvensis*, JUEL (1893, S. 199) bei *Cynomorium coccineum*, WATKINS (1925, S. 333) bei Weizen und SVENSSON (1925, S. 110) bei *Symphytum* »*uplandicum*» beobachtet haben. Selbst habe ich zufällig ein paar solche Fälle gefunden. NISHIMURA (1923, S. 77) hat zuweilen bei *Poa pratensis* einen mehrzelligen Embryo in Embryosäcken gesehen, wo Polkerne und Spermakern trotzdem noch nicht verschmolzen waren.

Man hat ja — ausser bei verschiedenen Arten apogamer Pflanzen — oft bei Parthenocarpie (siehe z. B. TISCHLER 1913!) eine »parthenogenetische» Entwicklung des Endosperms gefunden. Mehr oder weniger zufällig ist auch eine solche Endospermbildung [1] einige Male bei Pflanzen konstatiert worden, die allem Anschein nach eine normale Fortpflanzung haben, wie *Ranunculus multifidus* (COULTER 1898,

[1] CAMPBELL (1897, S. 21) teilt mit, dass er einmal bei *Najas flexilis* einen Embryosack gesehen hat, wo »apparently fertilization had not been effected», und der von langgestreckten Zellen erfüllt war, die »probably may be considered as mainly due to the development of the endosperm». Die Fig. 56 des Verfassers scheint mir doch eher darauf hinzudeuten, dass sich bei der fraglichen Samenanlage überhaupt kein Embryosack gebildet hat.

S. 83), *Penaea mucronata* (STEPHENS 1909, S. 368) und *Linaria vulgaris* (COOK 1924 a, S. 225). Bei *Cyperus esculentus* und *Tacca cristata* fand SUESSENGUTH (1921, S. 14) oft eine starke Endospermbildung, »ohne dass der Eikern Anzeichen einer Befruchtung aufwies».

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass es SHIBATA (1902 b, S. 711) gelungen ist bei *Monotropa uniflora* eine »parthenogenetische» Endospermbildung durch Verhinderung der Pollination und Steigerung der Temperatur hervorzurufen. HABERLANDT (1921, S. 714) gelang es bei *Oenothera Lamarckiana* durch Nadelstiche sowohl eine Bildung von Adventivembryonen als auch von Endosperm auszulösen.

HARLAN und POPE (1925, S. 52) haben bei Gerste Körner gefunden, wo nur die Embryonen entwickelt waren. Auch das entgegengesetzte Verhältnis — Samen mit nur Endosperm — ist bei Getreidearten bekannt, nämlich bei Roggen (JOST 1907, S. 94), Weizen (SAX 1918, S. 322), Gerste (HARLAN und POPE 1925) und vor allen Dingen bei Mais (MANGELSDORF 1926, S. 573). Es ist wenigstens möglich, dass in gewissen der genannten Fälle keine doppelte Befruchtung stattgefunden hat. DEMEREC (1923, S. 297) hat aber nachgewiesen, dass die embryolosen Samen bei Mais in bestimmten mendelschen Zahlenverhältnissen vorkommen und von mehreren verschiedenen Erbfaktoren bedingt sein können. Dies zeigt, dass die Abwesenheit eines Embryo im Samen nicht notwendig auf einer ausgebliebenen Befruchtung der Eizelle beruhen muss.

VII. ANDERE BEFRUCHTUNGSANOMALIEN.

1. DISPERME BEFRUCHTUNG.

Einige Fälle einer dispermen Befruchtung des Eies sind bekannt. Schon STRASBURGER (1884, S. 64) teilt mit, dass er bei Orchideen und *Monotropa hypopitys* ausnahmsweise beobachtet hat, dass beide Spermakerne mit dem Eikern kopulieren können. Auch DODEL (1891, S. 170) behauptet, dass bei *Iris sibirica* der Eikern mit zwei männlichen Kernen fusionieren kann. Auch zwei jüngere Angaben über dieselbe Erscheinung liegen vor, nämlich von NĚMEC (1912, S. 14) »höchst wahrscheinlich» für *Gagea lutea* und von ISHIKAWA (1918, S. 294), der dies ohne jeden Zweifel bei *Oenothera nutans* beobachtet hat. Dass auch triploide Pflanzen sowohl nach Kreuzung diploider und tetraploider Typen als auch durch Befruchtung von zufällig entstandenen diploiden Gameten (z. B. DE MOL 1923) entstehen können ist ja schon lange bekannt.

2. SYNERGIDENBEFRUCHTUNG.

Wenn zwei Embryonen zufällig nebeneinander vorkommen, ist eine Befruchtung einer mehr oder weniger eizellartigen Synergide in mehreren Fällen nicht unwahrscheinlich. Eine solche tatsächlich stattgefundene extra Befruchtung ist auch bei *Iris sibirica* (DODEL 1891, S. 171), *Trillium grandiflorum* (ERNST 1902, S. 29), *Fritillaria pudica* (SAX 1916, S. 516) und *Delphinium elatum* (PERSIDSKY 1914, Fig. 4) konstatiert worden.

Zwei Embryonen, die allem Anschein nach vom gewöhnlichen Ei und einer extra Synergideneizelle herrührten, sind bei *Aconitum napellus* (OSTERWALDER 1898, S. 266), *Hypericum maculatum* (SCHNARF 1914, S. 17), *Najas major* (GUIGNARD 1901 b, Fig. 14), *Lilium martagon* (OVERTON 1891, S. 185) und bei einigen Orchideen wie *Orchis morio* (STRASBURGER 1886, S. 62) und *Gastrodia elata* (KUSANO 1915, Fig. 108 u. 109) beobachtet. Laut einer alten Mitteilung von GUIGNARD (1881, S. 38) können sich bei *Mimosa Denhartii* sogar beide Synergiden zu Embryonen entwickeln.

MALTE (1910, S. 18), der zuweilen bei *Mercurialis annua* mehr oder weniger eizellartige Synergiden gefunden hat, schreibt hierüber: »Man erhält beinahe den Eindruck, dass die Synergiden nichts anderes seien als kleine Eizellen, welche äusserlich keine besonderen von der Eizelle abweichenden Struktureigentümlichkeiten zeigen». Zwei unbefruchtete Eizellen in einem dreizelligen Eiapparat hat SVENSSON (1925, S. 12) bei *Nemophila atomaria* gefunden. In abnormen Embryosäcken mit überzähligen Zellen im Eiapparat können mehr als eine Zelle Eicharakter haben, wie bei Weizen (WATKINS 1925, S. 331), *Sinningia Lindleyana* (STRASBURGER 1878, S. 46), *Lindelofia longiflora* (SVENSSON 1925, S. 92), *Delphinium elatum* (PERSIDSKY 1914, Fig. 3 u. 6), *Parnassia palustris* (CHODAT 1903, S. 363) und bei einigen anderen Pflanzen (DAHLGREN 1916, S. 56). Es ist wohl überflüssig hier besonders hervorzuheben, dass Polyembryonie auf andere Weise als durch Synergidenbefruchtung entstehen kann.

3. ANTIPODENBEFRUCHTUNG; EMBRYOSÄCKE MIT UMGEKEHRTER POLARITÄT.

Auch Befruchtung typischer Antipoden, und zwar eine disperme Befruchtung, hat VON DERSCHAU (1918, S. 262) bei *Nigella arvensis* mehrmals beobachtet. SHATTUCK (1905, S. 218) fand bei *Ulmus americana* Antipoden, die als typische Eizellen ausgebildet waren. Der extra chalazale Embryo, den er in einigen Embryosäcken gesehen hat,

rührt wahrscheinlich von einem derartigen Antipodenei her. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass LEHMAN (1925, S. 139) einmal einen Baumwollsamen gesehen hat, dessen Embryo verkehrt orientiert war (die Radicula war dem Chalazaend zugewendet), was, seiner Vermutung nach, möglicherweise mit einer Befruchtung und Entwicklung der einen Antipode anstatt der Eizelle zusammenhängt. Bei Vertretern der embryologisch so eigenartigen Unterfamilie *Plumbaginoideae* habe ich (DAHLGREN 1916, S. 52) mehrmals gesehen, dass die einzig vorkommende, gewöhnlich früh degenerierende Antipode ein mehr oder weniger eizellartiges Aussehen annehmen konnte. »Die antipodalen Eizelle», die CHAMBERLAIN, Miss OPPERMAN und CARANO bei *Aster* und *Bellis* gefunden haben, dürften jetzt vielleicht als Abkömlinge von persistierenden Makrosporenzellen aufzufassen sein (DAHLGREN 1920, S. 495). CARANO (1921, S. 19) verteidigt jedoch seine alte Auffassung.

Embryosäcke mit umgekehrter Polarität sind einige Male beobachtet worden, nämlich bei *Zephyranthes texana* (PACE 1913, S. 381), *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905, Fig. 56), *Rhopalocnemis phalloides* (LOTSY 1900, Fig. 49), *Fuchsia* sp. (TÄCKHOLM 1915, S. 334 u. 349) und *Lindelofia longiflora* (SVENSSON 1925, S. 93). Nach TREUB (1898, S. 9) bildet sich bei *Balanophora* ein zweischenkliger Embryosack in der Weise aus, dass im Zweikernstadium eine laterale Ausbuchtung entsteht, die sich dann nach oben verlängert. In das Divertikel wandert der untere der beiden Kerne ein, und aus ihm entwickelt sich der Eiapparat; der obere bildet die Antipodenkerne. In seltenen Fällen tritt kein Umbiegen des Embryosackes ein, wobei jedoch der untere Kern noch immer den Eiapparat bildet, der also »*dans le bas* du sac non courbé» liegt. Bei *Asperula montana* hat LLOYD (1902, S. 38) und bei *Cardamine bulbifera* SCHWARZENBACH (1922, S. 485) extra Embryosäcke sich in entgegengesetzter Richtung, d. h. mit dem Eiapparat dem Chalazaend zugekehrt, entwickeln gesehen.

4. EINIGE ALLGEMEINE ERÖRTERUNGEN.

Die immer ungewöhnliche Entwicklung von extra Eizellen oder sogar eine Befruchtung einer mehr oder weniger typischen Antipode ist vielleicht an und für sich nicht so überraschend. Die Kerne des Embryosackes dürften wohl alle dieselbe potentielle Möglichkeit besitzen sich nach der einen oder anderen Richtung zu entwickeln. Ihre Lage, ihre verschiedenen Ernährungsverhältnisse und Korrelationserscheinungen spielen wohl die entscheidende Rolle bei der Entwicklung der spezifischen Charaktere der verschiedenen Kerne und Zellen.

In diesem Zusammenhang sei vielleicht auch hinzugefügt, dass die eine Hälfte der Kerne im Embryosack von einem anderen Genotypus als die andere sein kann, in solchen Fällen nämlich wo alle vier Makrosporenkerne an der Konstitution des Embryosacks teilnehmen. Ob die Eizelle von der einen oder anderen Sorte wird, entscheidet natürlich der Zufall.

MOTTIER (1904, S. 180) will nicht zugeben, dass der Schwesterkern des Eies, der obere Polkern, potentialiter den Charakter eines Gamets haben könnte. Wenn man eine solche Annahme macht, da müsste man auch voraussetzen, meint er, dass die Bauchkanalzelle der Archegoniaten vom Eizelltypus wäre, was er aber nicht glauben kann. Bei den Gymnospermen kann ja doch, wie gesagt, diese Bauchkanalzelle befruchtet werden. Bei *Sphagnum squarrosum* fand ja MELIN (1916, S. 301), dass die Zentralzelle im Archegonium bei ihrer Teilung zwei, zuweilen mehrere, ebenbürtige Eizellen bildet, und bei *Selaginella apus* hat FLORENZE LYON (1904, S. 282, Fig. 4) ein Archegonium mit zwei Embryonen gesehen, die wahrscheinlich durch Befruchtung sowohl des Eies als auch der Bauchkanalzelle entstanden sind.

VIII. MEROGONIE.

Es sind Fälle bekannt (siehe z. B. ERNST 1918, S. 368 u. 385) wo sich ein Bastard als patroklin oder vollständig patromorph erwiesen hat. Man hat dies durch die Annahme erklären wollen, dass sich der männliche Kern nach dem Eindringen ins Ei allein teilen sollte, eine Entwicklung also, die mit dem was die Zoologen Merogonie[1] nennen übereinstimmt. So erhielten COLLINS und KEMPTON (1916) nach der Kreuzung *Tripsacum dactyloides* × *Euchlaena mexicana* Pflanzen, die mit dem Vater übereinstimmten. Auch die folgenden Generationen haben keinen Einfluss von *Tripsacum* gezeigt. Sie vermuten dass die Entwicklung des männlichen Kerns allein dieses Verhältnis verursacht hat und haben den Terminus *Patrogenesis* im Gegensatz zu Parthenogenesis eingeführt. — Eigentümlicherweise ergab eine Kreuzung zwischen der genannten *Tripsacum*-Art und dem mit *Euchlaena* nahverwandten Mais lauter *Tripsacum*-Pflanzen, was ihrer

[1] GOLDSCHMIDT's (1913, S. 336) Angabe über Merogonie bei *Oenothera* ist unrichtig, was RENNER (1914) nachgewiesen hat. Die patromorphen Bastarde innerhalb dieser Gattung können in einer ganz anderen Weise erklärt werden, worauf wir hier jedoch nicht eingehen können.

Meinung nach auf einer induzierten Parthenogenesis beruhen könnte (l. c., S. 118).

Die seit MILLARDET's Entdeckung so bekannten »faux hybrides» von *Fragaria* sind in derselben Weise gedeutet worden. Indessen fand STRASBURGER (1909) eine ganz normale Befruchtung bei *Fragaria virginiana* mit *F. elatior* bestäubt und zieht natürlich daraus den Schluss, dass hier keine Merogonie vorliegt sondern nur ein Fall völliger Dominanz des einen Parts. Indessen hat neulich LONGLEY (1926, S. 564) konstatiert, dass die Kombination *Fragaria vesca* v. *americana alba* ($n = 7$) $\times$ eine Gartenvarietät ($n = 28$) zu Pflanzen führte, die der männlichen Pflanze glichen und 28 Gemini besassen. *Fragaria vesca* v. *alpina* ($n = 7$) $\times$ *F. chiloensis* ($n = 28$) ergaben dagegen Exemplare vom mütterlichen Typus, 7 Gemini bildend. Diese Beobachtungen sind unzweifelhaft von sehr grossem Interesse und schliessen ja nicht die Möglichkeit der Merogonie aus. Die Übereinstimmung zwischen diesen Untersuchungen und COLLINS und KEMPTONS — so viel ich weiss noch nicht zytologisch untersuchten Grasartkreuzungen — ist ja bemerkenswert. Die Kreuzung gibt in einem Falle eine patromorphe, in anderen dagegen eine matromorphe Nachkommenschaft.

IX. ENTWICKLUNG HAPLOIDER EIZELLEN.

Eine Behandlung der apogamen Fortpflanzung liegt ausserhalb des Plans dieser Arbeit. Ich möchte hier nur anhangsweise erwähnen, dass eine Entwicklung unbefruchteter *haploider* Eizellen, also eine wirkliche Parthenogenesis nach STRASBURGER'S Auffassung, einige Male beobachtet wurde. Bei zwei Pflanzen, nämlich *Monotropa uniflora* (SHIBATA 1902 b, S. 712) und *Gastrodia elata* (KUSANO 1915, S. 103) ist nur eine Kernteilung der Eizelle zufällig beobachtet worden. TISCHLER (1912, S. 19) fand einmal bei *Ficus carica* eine hypertrophische Eizelle mit einer grossen Anzahl freier Kerne. In jüngeren kastrierten Fruchtknoten von *Oenothera Lamarckiana*, die einem ziemlich kräftigen Quetschen ausgesetzt waren, um dadurch eine Bildung von »Wundhormonen» anzuregen, gelang es HABERLANDT (1921, S. 706) die Teilung einer Eizelle in zwei Tochterzellen zu veranlassen. Vorbereitungen zu Teilungen wurden auch ein paar mal beobachtet. Haploide vollständig entwickelte Pflanzen sind in den letzten Jahren einige Male tatsächlich beobachtet worden, nämlich bei *Datura stramonium* (BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM u. DOROTHY BERGNER 1922,

S. 646), *Nicotiana tabacum* polliniert mit *N. sylvestris* (CLAUSEN u. MARGARET MANN 1924, S. 121) und bei *Triticum compactum Humboltii* nach Pollination mit *Aegilops cylindrica* (GAINES u. HANNAH AASE 1926, S. 373).

Uppsala, Botanisches Institut, November 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ACQUA, C. 1891. Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. — Malpigia, 5.
2. AFZELIUS, K. 1916. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. — Svensk Bot. Tidskrift, 10.
3. — 1922. Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen *Platanthera*-Arten. — Svensk Bot. Tidskrift, 16.
4. ANDERSON, FLORA. 1922. The development of the flower and embryogeny of *Martynia lousiana*. — Bull. Torrey Bot. Club, 49.
5. BARANOW, P. A. 1916. Recherches sur le développement du sac embryonnaire chez les *Spiranthes australis* LINDL. et *Serapias pseudocordigera* MORIC. — Bull. soc. imp. d. naturalistes de Moscou. N. S., 29.
6. — 1924 (1925). Contribution à l'étude de l'embryologie des Orchidées. II. *Herminium monorchis* R. BR. — Zeitschr. Russ. Bot. Ges., 9. (Nur Ref. in Bot. Centralblatt, 7, 1926, S. 266, gesehen.)
7. BAUR, E. 1922. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Verbreitung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — Biblioth. genetica, 10.
8. BELLING, J. 1925. The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. — Journal of Genetics, 15.
9. — and BLAKESLEE, A. F. 1924. The configurations and the sizes of the chromosomes in the trivalents of 25-chromosome *Datura*. — Proc. Nat. Acad. of Science, 10.
10. BENSON, MARGARET, SANDAY, ELISABETH and BERRIDGE, EMILY. 1906. Contribution to the embryology of the Amentiferae. II. *Carpinus Betulus*. — Transact. Linnean Soc. Second ser. 7: 3.
11. BILLINGS, F. H. 1904. A study of *Tillandsia usneoides*. — Bot. Gaz., 38.
12. BIRGE, W. L. 1911. The anatomy and some biological aspects of the »Ball Moss», *Tillandsia recurvata* L. — Bull. of the Univ. of Texas, 194.
13. BLACKMAN, V. H. and WELSFORD, E. J. 1913. Fertilization in *Lilium*. — Annals of Bot., 27.
14. BLAKESLEE, A. F., BELLING, J., FARNHAM, M. E., BERGNER, A. DOROTHY. 1922. A haploid mutant in the jimson weed, »*Datura stramonium*». — Science, 55.
15. BLARINGHEM, L. 1925. Observations nouvelles sur la xénie chez le blé. — Compt. rend. hebd. des séances de l'acad. des sci. Paris, 180.
16. BLISS, MARY C. 1912. A contribution to the life-history of *Viola*. — Annals of Bot., 26.

17. BÖÖS, G. 1924. Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis* (L.) SCOP. — Bot. Notiser.
18. BRENNER, W. 1922. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. — Acta Soc. Sci. Fennicae, 50: 4.
19. BROUGH, P. 1924. Studies in the *Epacridaceae*. 1. The life history of *Styphelia longifolia* (R. BR.) — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 49.
20. BROWN, W. H. 1909. The embryo sac of *Habenaria*. — Bot. Gaz., 48.
21. — 1910. The exchange of material between nucleus and cytoplasm in *Peperomia Sintenisii*. — Bot. Gaz., 49.
22. — and SHARP, L. W. 1911. The embryo sac of *Epipactis*. — Bot. Gaz., 52.
23. CAMPBELL, D. H. 1897. A morphological study of *Naias* and *Zanichellia*. — Proc. California Acad. of Sci. 3d ser., Bot., 1.
24. CARANO, E. 1921. Nuova ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. — Annali di bot., 15.
25. CAROLL, F. B. 1919. The development of the chasmogamous and cleistogamous flowers of *Impatiens fulva*. — Contrib. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania, 4: 2.
26. CAVARA, E. 1915. Ricerche sull'embriogenesi delle *Asteraceae*. — Annali di Botanica, 13.
27. CHAMBERLAIN, C. J. 1895. The embryo sac of *Aster Novae Angliae*. — Bot. Gaz., 20.
28. — 1897. The pollen grain. Teil II in COULTER, J. M., CHAMBERLAIN, C. J. and SCHAFFNER, J. H.: Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. — Bot. Gaz., 23.
29. CHIARUGI, A. 1924. Embriologia delle *Cistaceae*. — Atti dell. Reale Acad. Naz. dei Lincei. Ser. quinta, 33.
30. — 1925. Embriologia delle »*Cistaceae*». — Nuov. Giornale Bot. Italiano. N. S., 32.
31. CHODAT, R. 1903. Possibilité physiologique de la double fécondation sur *Parnassia palustris* L. — Bull. de l'herb. Boissier, 3. (2:me série.)
32. — 1907. Principes de botanique. — Genève.
33. — et BERNHARD, C. 1900. Sur le sac embryonnaire d'*Helosis guyanensis*. — Journ. de bot., 14.
34. CHURCH, MARGARET B. 1916. The development of the embryo sac and embryo of *Cooperia Drummondii*. — Bull. Torrey Bot. Club., 43.
35. CLAUSEN, R. E. and MANN, MARGARET C. 1924. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. V. The occurrence of haploid plants in intraspecific progenies. — Proc. Nat. Acad. Sci., 10.
36. COLLINS, G. N. and KEMPTON, J. H. 1916. Patrogenesis, a form of inheritance with the characters of the female parent completely excluded. — A cross between two genera of grasses, *Tripsacum* and *Euchlaena*. — Journ. of Heredity, 7.
37. COOK, M. T. 1908. The development of the embryo-sac and embryo of *Potamogeton lucens*. — Bull. Torrey Bot. Club, 35.
38. — 1909. Notes on the embryo-sac of *Passiflora adenophylla*. — Bull. Torrey Bot. Club, 36.
39. — 1924 a. Development of seed of *Lindria vulgaris*. — Bot. Gaz., 77.
39 a. — 1924 b. Development of seed of *Crotolaria sagittalis*. — Bot. Gaz., 77.

40. COOKE, ETHEL and SCHIVELY, ADELINE F. 1904. Observations on the structure and development of *Epiphegus virginiana*. — Contrib. from the Bot. Lab. of Pennsylvania, 2.
41. CORRENS, C. 1899. Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. — Berichte Deutsch. Bot. Ges., 17.
42. — 1901. Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. — Bibliotheca botan., 53.
43. — 1915. Über eine nach Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*. — Jahrb. f. wiss. Bot., 56.
44. — 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Sitzungsber. d. k. Preuss. Ak. d. Wiss.
45. — 1922. Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (*Rumex Acetosa*). — Biolog. Zentralblatt, 42.
46. — 1924. Über den Einfluss des Alters der Keimzellen. I. — Sitzungsber. d. Preuss. Ak. d. Wiss.
47. COULTER, J. M. 1898. Contribution to the life history of *Ranunculus*. — Bot. Gaz., 25.
48. — and CHAMBERLAIN, C. J. 1903. Morphology of Angiosperms. — New York.
49. DAHLGREN, K. V. O. 1915. Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. — Svensk Bot. Tidskrift, 9.
50. — 1916. Cytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 56: 4. (Auch Diss., Uppsala 1916.)
51. — 1918. Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. — Svensk Bot. Tidskrift, 12.
52. — 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. — Zeitschrift f. Bot., 12.
53. — 1921. Vererbungsversuche mit einer buntblättriger *Barbarea vulgaris*. — Hereditas, II.
54. — 1924. Studien über die Endospermbildung der Kompositen. — Svensk Bot. Tidskrift, 18.
55. — 1925. Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. und seine Unterart **deprehensum* ERIK ALMQ. — Hereditas, VI.
56. — 1927. Eine Sektorialchimäre vom Apfel. Hereditas, IX (Festskrift för W. JOHANNSEN $19^3/_{2}27$).
57. DEMEREC, M. 1923. Heritable characters of maize. XV. Germless seeds. — Journal of Heredity, 14.
58. v. DERSCHAU, M. 1918. Ueber disperme Befruchtung der Antipoden bei *Nigella arvensis*. — Berichte Deutsch. Bot. Ges., 36.
59. DODEL, A. 1891. Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungs-Erscheinungen bei *Iris sibirica*. — Festschrift z. Feier d. fünfzigjährigen Doctor-Jubiläums Herrn Prof. Dr. KARL WILHELM VON NÄGELI in München u. Herrn Geheimrath Prof. Dr. ALBERT VON KÖLLIKER in Würzburg. — Zürich.
60. DOP, P. 1903. Recherches sur la structure et le développement de la fleur des Asclepiadées. — Toulouse. — Thèse, Paris 1903.
61. — 1913. Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperm des *Buddleia*. — Bull. Soc. Bot. France, 60.

62. EAST, E. M. 1913. Xenia and the endosperm of angiosperms. — Bot. Gaz., 56.
63. — and HAYES, H. K. 1911. Inheritance in maize. — Connecticut Experim. Stat. Bull., 167. (Nicht gesehen.)
64. ELFVING, F. 1879. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. — Jenaische Zeitschrift f. Naturw., 13.
65. EICHLER, K. 1906. Über die doppelte Befruchtung bei *Tragopogon orientalis*. — Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Abt. 1. 115.
66. EMERSON, R. A. 1915. Anomalous endosperm development in maize and the problem of bud sports. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 14.
67. — 1918. A fifth pair of factors, *Aa*, for aleuron color in maize, and its relation to the *Cc* and *Rr* pairs. — Cornell Univ. Agric. Exper. Station. Mem. 16. (Nicht gesehen.)
68. — 1921. Genetical evidence of aberrant chromosome behavior in maize endosperm. — American Journ. of Bot., 8.
69. ERNST, A. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) bei *Tulipa Gesneriana* L. — Flora, 88.
70. — 1902. Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum*. — Flora, 91.
71. — 1913. Embryobildung bei *Balanophora*. — Flora 106.
72. — 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. — Jena.
73. — und BERNHARD, C. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. IX. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* ENGL. und *B. championii* THW. — Ann. jard. bot. Buitenzorg, 2e sér., 10.
74. — und SCHMID, E. 1909. Embryosackentwicklung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* BL. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27.
75. — und —. 1913. Über Blüte und Frucht von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen. — Ann. jard. bot. Buitenzorg, 2e sér., 12.
76. EVANS, A. T. 1919. Embryo sac and embryo of *Penstemon secundiflorus*. — Bot. Gaz., 67.
77. FABER, F. C. 1912. Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. — Ann. jard. bot. Buitenzorg, 2e sér., 10.
78. FINK, B. 1899. Contribution to the life-history of *Rumex*. — Minnesota bot. stud., 2 (Geol. a. Nat. Hist. Survey of Minnesota).
79. FINN, W. W. 1925. Male cells in angiosperms. 1. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti*. — Bot. Gaz., 80.
80. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge, ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. — Berlin.
81. FOLSOM, D. 1916. Studies in the morphology of *Yucca gloriosa*. — Minnesota Bot. Stud., 4.
82. FRISENDAHL, A. 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* DESV. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 48: 7. (Auch Diss., Uppsala 1912.)

83. FRYE, T. C. 1901. Development of the pollen in some *Asclepiadaceae*. — Bot. Gaz., 32.
84. — 1902. A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. — Bot. Gaz., 34.
85. — 1903. The embryo-sac of *Casuarina stricta*. — Bot. Gaz., 36.
86. FUCHS, A. und ZIEGENSPECK, H. 1924. *Orchis Traunsteineri* SAUTER. — Ber. Naturwiss. Ver. f. Schwaben u. Neuburg (E. V.), früher Naturh. Ver. in Augsburg. 34
87. FUJII, K. and KUWADA, Y. 1916. On the composition of factorial formula for zygotes in the study of inheritance of seed-characters of *Zea Mays* L. with notes on seed-pigments. — Bot. Mag., Tokyo, 30.
88. FULLMER, E. L. 1899. The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. — Bot. Gaz., 28.
89. GAINES, E. F. and AASE, HANNAH C. 1926. A haploid wheat plant. — American Journ. of Bot., 13.
90. GEERTS, J. M., 1908. Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von *Oenothera Lamarckiana*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 a.
91. — 1909. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Rec. d. trav. bot. néerland., 5.
92. GIGER, E. 1913. *Linnaea borealis* L., eine monographische Studie. — Beih. Bot. Centralblatt, 30: 2.
93. GLIŠIC, L. M. 1924. Development of the female x-generation and embryo of the genus *Ramondia*. — Diss., Belgrad.
94. GOLDSCHMIDT, R. 1913. Die Merogonie der *Oenothera*bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von DE VRIES. — Archiv f. Zellforsch., 9.
95. GOW, J. E. 1908. Studies in *Araceae*. — Bot. Gaz., 46.
96. GRIMM, J. 1912. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria*. — Flora, 104.
97. GUIGNARD, E. 1881. Recherches d'embryogénie végétale comparée. 1er mémoire: Légumineuses. — Ann. sci. nat. sér. 6. bot., 12.
98. — 1891. Nouvelles études sur la fécondation, comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux. — Ann. sci. nat. bot. sér. 7, bot., 14.
99. — 1899 a. Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. — Compt. rend. hebd. d. séances de l'acad. de sci. Paris, 128.
100. — 1899 b. Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. — Rev. gén. de bot., 11.
101. — 1899 c. Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. — Cinquantenaire de la soc. de biologie, vol. jubel.
102. — 1900 a. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulpes. — Ann. sci. nat. sér. 8. bot., 11.
103. — 1900 b. Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes. — Compt. rend. hebd. des séances de l'acad. de sci. Paris, 131.
104. — 1901 a. La double fécondation dans le Maïs. — Journal de bot., 15.
105. — 1901 b. La double fécondation dans le *Naias major*. — Journal de bot., 15.
106. — 1901 c. La double fécondation chez les Renonculacées. — Journal de bot., 15.

107. GUIGNARD, E. 1901 d. Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. — Compt. rend. hebd. des séances de l'acad. de sci. Paris, 133.
108. — 1902 a. La double fécondation chez les Solanées. — Journal de bot., 16.
109. — 1902 b. La double fécondation chez les Crucifères. — Journal de bot., 16.
110. — 1903. La formation et la développement de l'embryon chez l'*Hypecoum*. — Journal de bot., 17.
111. — 1921. La fécondation et la polyembryonie chez les *Vincetoxicum*. — Mém. de l'acad. des sci. Paris, 57.
112. HABERLANDT, G. 1921 a. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. — Sitz.-ber. d. Pr. Akad. d. Wiss., 40.
113. — 1921 b. Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. — Sitzungsber. d. Preuss. Akad. d. Wiss., 51.
113 a. HAGERUP, O. 1926. Kønsdelens bygning og udvikling hos *Koenigia islandica* L. — Meddelelser om Grönland, 58.
114. HÅKANSSON, A. 1921. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. — Bot. Notiser 1921.
115. — 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. — Lunds Univer. Årsskrift. N. F., Avd. 2, Bd. 18. (Auch Diss., Lund.)
116. — 1924. Beiträge zur Zytologie eines *Epilobium*-Bastardes. — Bot. Notiser 1924.
117. HARLAN, H. V. and POPE, M. N. 1925. Some cases of apparent single fertilization in Barley. — American Journal of Bot., 12.
118. HÄUSER, R. 1915. Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. — Beitr. z. allgem. Bot., 1. (Auch Diss., Berlin 1916.)
119. HAYES, H. K. and EAST, E. M. 1915. Further experiments on inheritance in maize. — Connecticut agricult. experiment station New Haven, Conn. Bull. 188.
120. HEIMANN-WINAWER, PAULA. 1919. Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale* L. — Freiburg in Br. — Diss. Zürich.
121. HERIBERT-NILSSON, N. 1923. Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei *Oenothera Lamarckiana*. — Hereditas IV.
122. HERRIG, F. 1919. Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 37.
123. — 1923. Über Fragmentation und Teilung der Pollenschlauchkerne von *Lilium candidum* L. — Beiträge z. allgem. Bot., 2.
124. HERZFELD, STEPHANIE. 1922. *Ephedra campylopoda* MAY., Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. — Denkschr. Akad. d. Wiss., Wien. Math.-naturw. Kl., 98.
125. HEUSSER, C. 1919. Over de voortplantingsorganen van *Hevea brasiliensis*. — Arch. voor Rubbercult., 3. (Nur Ref. in Bot. Abstr. 11, No. 4207, gesehen.)
126. HEUSSER, K., 1915. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* SPR. (*Loroglossum hircinum* RICH.). — Beih. Bot. Centralblatt, 32.
127. HIMMELBAUR, W. 1909. Eine blüthenmorphologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina* L. — Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., Wien. Abt. 1, 118.
128. HOFMEISTER, W. 1849. Die Entstehung der Embryo der Phanerogamen. Eine Reihe mikroskopischer Untersuchungen. — Leipzig.

129. HOFMEISTER, W. 1858. Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 1.
130. — 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. — Abhandl. d. Math.-phys. Classe d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., 5.
131. IKEDA, T. 1902. Studies on the physiological functions of antipodals and related phenomena of fertilization in *Liliaceae*. 1. *Trycirtis* (Sic) *hirta*. — Bull. of the Coll. of Agricult. Tokyo imp. univ., 5.
132. ISHIKAWA, M. 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. — Annals of Bot., 32.
133. JACOBSON-PALEY, ROSE. 1920 a. Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'*Arum maculatum* L. — Bull. de la soc. bot. de Genève, 12.
134. — 1920 b. Sur le suçoir de l'*Arisarum vulgare* TARG. TOZZ. et le rôle de la région chalazienne du sac embryonnaire. — Bull. de la soc. bot. de Genève, 12.
135. — 1920 c. Etude sur la pollinisation et l'embryologie du *Swertia longifolia* BOISS. — Bull. de la soc. bot. de Genève, 12.
136. JACOBSSON-STIASNY, EMMA. 1913. Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei andern *Rosales*. — Denkschr. d. Math.-naturw. Kl. d. K. Akad. d. Wiss., Wien, 89.
137. JENSEN, G. H. 1918. Studies on the morphology of wheat. — Washington agricult. experim. station. Bull. 150. (Nicht gesehen.)
138. JONES, D. F. 1918. Bearing of heterosis upon double fertilization. — Bot. Gaz., 65.
139. — 1924. Selective fertilization among the gametes from the same individuals. — Proc. National Acad. of Sci., 10.
140. JOST, L. 1907. Über die Selbststerilität einiger Blüten. — Bot. Zeit., 65.
141. JØRGENSEN, C. A. 1923. Studies on *Callitrichaceae*. — Botanisk Tidsskrift (København), 38.
142. JUEL, H. O. 1893. Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beih. z. Bot. Centralblatt, 13.
143. — 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nova Acta R. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. IV, 1.
144. — 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. — Nova Acta R. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. IV, 2.
145. KANDA, M. 1920. Field and laboratory studies of *Verbena*. — Bot. Gaz. 69.
146. KARSTEN, G. 1891. Ueber die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel, eine morphologisch-biologische Studie. — Bibl. Bot., 22.
147. — 1902. Ueber die Entwickelung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandaceen. — Flora, 90.
148. KEARNEY, T. H. and HARRISON, G. J. 1924. Selective fertilization in cotton. — Journal Agricult. Research, 27.
149. KERSHAW, EDITH M. 1909. The structure and development of the ovule of *Myrica Gale*. — Annals of Bot., 23.
150. KUSANO, S. 1915. Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. — Journ. of the Coll. of Agric. I. Univ. of Tokyo, 6.
151. KUWADA, J. 1910. A cytological study of *Oryza sativa* L. — Bot. Mag. Tokyo, 24.

152. LAGERBERG, T. 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. — K. Svenska Vet.-akad. Handl. 44: 4. (Auch Diss. Uppsala.)
153. LAND, W. J. G. 1900. Double fertilization in *Compositae*. — Bot. Gaz., 30.
154. LEAVITT, R. C. 1901. Notes on the embryology of some New England orchids. — Rhodora, 3.
155. LEHMAN, S. G. • 1925. Two rare types of abnormality in cotton seeds. — — Journal of the Elisha Mitchell Sci. Soc., 41.
156. LLOYD, F. E. 1902. The comparative embryology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torrey Bot. Club., 8.
157. LONAY, H. 1922. Genèse et anatomie des péricarpes et des spermodermes chez les Polygonacées. A. — *Polygonum aviculare* L. — Mém. de la soc. roy. des sci. de Liège. 3 sér., 12.
158. LONGLEY, A. E. 1926. Chromosomes and their significance in strawberry classification. — Journal of Agricultur. Res., 32: 6.
159. LYON, FLORENCE. 1904. The evolution of the sex organs of plants. — Bot. Gaz., 37.
160. MAGNUS, W. 1913. Die atypische Entwicklung der *Podostemaceen*. — Flora, 105.
161. MALTE, M. O. 1910. Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver *Mercurialis annua* L. — Diss. Lund.
162. MANGELSDORF, P. C. 1926. The genetics and morphology of some endosperm characters in maize. — Connecticut agricult. exper. station. Bull. 279.
163. MARTIN, J. N. 1914. Comparative morphology of some *Leguminosae*. — Bot. Gaz., 58.
164. MELIN, E. 1916. Über das Archegonium von *Sphagnum squarrosum* PERS. — Svensk Bot. Tidskrift, 10.
165. MERELL, W. D. 1900. A contribution to the life history of *Silphium*. — Bot. Gaz., 29.
166. MICHELL, MARGARET. 1915. Embryo sac and embryo of *Striga lutea*. — Bot. Gaz., 59.
167. MILLER, E. C. 1919. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. — Journ. Agric. Res. Washington, 18.
168. MODILÈWSKY, J. 1908. Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. — Flora, 98.
169. — 1908. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27.
170. — 1909. Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27.
171. MODILEWSKI, R. C. 1918. Cytological and embryological studies on *Neottia nidus avis* (L.) RCH. — Mém. de la soc. d. naturalistes de Kiew, 26.
172. DE MOL, W. E. 1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. — Genetica, 5.
173. LE MONNIER, G. 1887. Sur la valeur morphologique de l'albumen chez les angiospermes. — Journal de bot., 1.
174. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. and STURTEVANT, A. H. 1925. The genetics of *Drosophila*. — Bibliographia genetica, 2.
175. MOTTIER, D. M. 1898. Über das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung

des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. — Jahrb. f. wiss. Bot., 31.

176. — 1904. Fecundation in plants. — Carnegie Instit. of Washington. Publ. 15.

177. NAWASCHIN, M. 1915. Gaploidnoje diploidnoje i triploidnoje jadra i *Crepis virens*. — Mém. de la soc. d. naturalistes de Kiew, 25.

178. NAWASCHIN, S. 1898. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. — Bull. de l'acad. imp. d. sci. de St. Pétersbourg. Sér. 5, 9.

179. — 1900. Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einiger Dicotyledonen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 18.

180. — 1909. Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschrift.

181. — und FINN, V. 1913. Zur Entwickelungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. — Mém. de l'acad. imp. d. sci. de St. Pétersbourg, 31: 9.

182. NEAL, C. E. 1923. A study of the embryo sac development and accompanying phenomena in *Oenothera rubrinervis*. — Bull. Torrey Bot. Club, 50.

183. NĚMEC, B. 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. — Berlin.

184. — 1912. Über die Befruchtung bei *Gagea*. — Bull. internat. de l'acad. d. sci. de Bohême, 17.

185. — 1923. Zurodneni u *Gagea bohemica*. (Fecundation in *Gagea bohemica*.) — Mém. de la soc. roy. d. sci. de Bohême, Classe d. sci.

186. NILSSON-EHLE, H. 1914. Zur Kenntnis der mit der Keimungsphysiologie des Weizens in Zusammenhang stehenden inneren Faktoren. — Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, 2.

187. NISHIMURA, M. 1923. Comparative morphology and development of *Poa pratensis, Phleum pratense* and *Setaria italica*. — Japanese Journ. of Bot., 1.

188. NITZSCHKE, J. 1914. Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, 12.

189. NOTHNAGEL, MILDRED. 1918. Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain *Liliaceae*. — Bot. Gaz., 66.

190. OEHLKERS, F. 1922. Entwicklungsgeschichte von *Monophyllaea Horsfieldii*. — Beih. z. Bot. Centralblatt, 39.

191. OHGA, I. and SINOTÔ, Y. 1925. Cytological studies on *Chiaphila japonica* L. (Sic.) — Bot. Mag. Tokyo, 38.

192. ONO, T. 1926. Embryologische Studien an *Heloniopsis breviscapa*. — Science Rep. of the Tohoku Imp. Univ. Ser. 4, Biology: 2.

193. OPPERMAN, MARIE. 1904. A contribution to the life history of *Aster*. — Bot. Gaz., 37.

194. OSTERWALDER, A. 1898. Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus*. — Flora, 85.

195. OTTLEY, ALICE M. 1918. A contribution to the life history of *Impatiens Sultani*. — Bot. Gaz., 66.

196. OVERTON, E. 1891. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. — Festschrift zur Feier

des fünfzigjährigen Doctor-Jubiläums Herrn Prof. Dr. KARL WILHELM VON NÄGELI in München und Herrn Geheimrath Prof. Dr. ALBERT VON KÖLLIKER in Würzburg. — Zürich.

197. OVERTON, J. B. 1904. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens.* — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 22.
198. PACE, LULA. 1907. Fertilization in *Cypripedium.* — Bot. Gaz., 44.
199. — 1909. The gametophytes of *Calopogon.* — Bot. Gaz., 48.
200. — 1913. Apogamy in *Atamosco.* — Bot. Gaz., 56.
201. PALM, B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Diss. Stockholm.
202. — 1922. Das Endosperm von *Hypericum.* — Svensk Bot. Tidskrift, 16.
203. — 1922. Zaadvorming en zaadsteriliteit in Deli-tabak. — Bull. van het Deli Proefstation te Medan-Sumatra, 16.
204. PERCIVAL, J. 1921. The wheat plant: a monograph. — London. (Nicht gesehen; zit. nach WATKINS.)
205. PERSIDSKY, D. 1914. Einige Fälle anomaler Bildung des Embryosackes bei *Delphinium elatum.* — Mém. de la soc. d. naturalistes de Kiew, 23.
206. PETERS, K. 1908. Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta.* — Diss. Zürich.
207. PFEIFFER, NORMA E. 1918. The sporangia of *Thismia americana.* — Bot. Gaz., 66.
208. PIECH, K. 1924. Über die Teilung des primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei *Scirpus paluster* L. — Bull. de l'acad. pol. d. sci. et d. lettres. Sér. B.
209. PISEK, A. 1923. Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album*). — Jahrb. f. wiss. Bot., 62.
210. PORSCH, O. 1907. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. — Jena.
211. RENNER, O. 1914. Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora, 107.
212. ROSENBERG, O. 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium.* — Botanisk Tidsskrift (København), 28.
213. — 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis.* — Arkiv för Botanik, 15: 11.
214. ROTMISTROW, W. 1925. Eine der Ursachen der Mannigfaltigkeit in der Natur. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 37.
215. RUHLAND, W. und WETZEL, K. 1924. Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42.
216. RUTGERS, F. L. 1923. Reliquia Treubianae III. Embryosack and Embryo of *Moringa oleifera* LAM. — Ann. jard. bot. Buitenzorg, 33.
217. RUYS, J. D. 1924. On the formation of »triad»-groups of chromosomes in the divisions of the nuclei of the endosperm in *Mouriria anomala* PULLE. — Proc. Kon. Ak. van Wettenschappen te Amsterdam, 27.
218. SAMUELSSON, G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen. — Svensk Bot. Tidskrift, 7. (Auch Diss. Uppsala.)

219. SANDT, W. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. — Flora, 114.
220. SARGANT, ETHEL. 1899. On the presence of two vermiform nuclei in the fertilized embryo-sac of *Lilium Martagon*. — Proc. Roy. Soc., 65.
221. — 1900. Recent work on the result of fertilization in Angiosperms. — Annals of Bot., 14.
222. SAWYER, M. LOUISE. 1925. Crossing *Iris pseudacorus* and *I. versicolor*. — Bot. Gaz., 79.
223. SAX, K. 1916. Fertilization in *Fritillaria pudica*. — Bull. Torrey Bot. Club., 43.
224. — 1918. The behaviour of the chromosomes in fertilization. — Genetics, 3.
225. SCHAFFNER, J. H. 1896. The embryo-sac of *Alisma Plantago*. — Bot. Gaz., 21.
226. — 1897. Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. — Bot. Gaz., 23.
227. SCHMID, E. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. — Beih. Bot. Centralblatt, 20. (Auch Diss. Zürich.)
228. SCHNARF, K. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer *Hypericum*-Arten. — Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl., 123.
229. — 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl., 94.
230. — 1919. Beobachtungen über die Endospermbildung von *Hieracium aurantiacum*. — Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturw. Kl., 128.
231. SCHNEIDER, H. 1913. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Thelygonum Cynocrambe* L. — Flora, 106. (Auch Diss. Jena.)
232. SCHNIEWIND-THIES, J. 1901. Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Jena.
233. SCHÜRHOFF, P. N. 1913. Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. — Jahrb. f. wiss. Bot., 52.
234. — 1919 a. Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. — Archiv f. Zellforschung, 15.
235. — 1919 b. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 37.
236. — 1922. Die Teilung des vegetativen Pollenkerns bei *Eichornia crassipes*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 40.
237. — 1922 (1923). Zur Polyembryonie von *Allium odorum*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 40.
238. — 1924. Die geschlechtbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago* Sect. *Novorbis*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42.
239. — 1925. Zur Zytologie von *Saxifraga*. — Jahrb. f. wiss. Bot., 64.
240. SCHWARZENBACH, F. 1922. Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) CRANTZ. unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. — Flora 115. (Auch Diss. Zürich.)
241. SEELIEB, W. 1924. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) WAHLENB. — Bot. Notiser 1924. (Auch Diss. Zürich.)

242. SENIANINOVA, M. 1924 (1925). Etude embryologique de l'*Ophrys myodes*. — Zeitschrift Russ. Bot. Ges., 9. (Nicht gesehen.)
243. SHADOWSKY, A. E. 1926. Der antipodiale Apparat bei Gramineen. — Flora, 120.
244. SHARP, W. 1911. The embryo sac of *Physostegia*. — Bot. Gaz., 52.
245. — 1912. The orchid embryo sac. — Bot. Gaz., 54.
246. SHATTUCK, C. H. 1905. A morphological study of *Ulmus americana*. — Bot. Gaz., 40.
247. SHIBATA, K. 1902 a. Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*. — Flora, 90.
248. — 1902 b. Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. — Biol. Centralblatt, 22.
249. SHOEMAKER, D. N. 1905. On the development of *Hamamelis virginiana*. — Bot. Gaz., 39.
250. SMITH, AMELIA C. 1901. The structure and parasitism of *Aphyllon uniflorum* GRAY. — Contrib. fr. the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania, 2: 2.
251. SMITH, R. W. 1898. A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. — Bot. Gaz., 25.
252. — 1910. The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. — Bot. Gaz., 49.
253. SOUÈGES, R. 1912. Développement de l'ovule et du sac embryonnaire chez les *Adonis*. — Anatom. Anzeiger, 41.
254. SPANGLER, R. C. 1925. Female gametophyte of *Trillium sessile*. — Bot. Gaz., 79.
255. STENAR, A. H. S:SON. 1925. Embryologische Studien I u. II. — I. Zur Embryologie einiger Columniferen. — Diss. Uppsala.
256. STEPHENS, E. L. 1909. The embryo sac and embryo of certain *Penaeaceae*. — Annals of Bot., 23.
257. STEVENS, N. E. 1911. Dioecism in the trailing *Arbutus*, with notes on the morphology of the seed. — Bull. Torrey Bot. Club, 38.
258. — 1912. Observations on heterostylous plants. — Bot. Gaz., 53.
259. STOLT, K. A. H. 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. — K. Svenska Vet.-akad. Handl., 61: 14. (Auch Diss. Uppsala.)
260. STOMPS, T. J. 1920. Über zwei Typen von Weissrandbunt bei *Oenothera biennis* L. — Zeitschrift f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, 22.
261. STRASBURGER, E. 1878. Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Jena.
262. — 1884. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. — Jena.
263. — 1886. Ueber fremdartige Bestäubung. — Jahrb. f. wiss. Bot., 17.
264. — 1900. Einige Bemerkungen zur Frage nach der »doppelten Befruchtung» bei den Angiospermen. — Bot. Zeit., 58.
265. — 1902. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 37.
266. — 1905 a. Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermbildung bei Angiospermen. — Flora, 95.
267. — 1905 b. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. — Jahrb. f. wiss. Bot., 41.

268. STRASBURGER, E. 1908. Chromosomenzahl, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. — Jahrb. f. wiss. Bot., 45.
269. — 1909. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. — Histol. Beitr., 7. Jena.
270. — 1910. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 47.
271. SUESSENGUTH, K. 1921. Beiträge zur Frage des systematischen Anschluss der Monocotyledonen. — Beiheft Bot. Centralblatt, 38.
272. — 1923. Über die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* HOOK. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 41.
273. SVENSSON, H. 1923. Endospermet hos *Lappula*. Vortrag gehalten bei Sitzung in Botaniska Sektionen av Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala am 23. Jan. 1923. — Svensk Bot. Tidskrift, 17.
274. — 1925. Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermbildung. — Uppsala Univ. Årsskrift. (Auch Diss. Uppsala.)
275. — 1926. Zytologische-embryologische Solanazeenstudien. I. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger* L. — Svensk Bot. Tidskrift, 20.
276. TÄCKHOLM, G. 1915. Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. — Svensk Bot. Tidskrift, 9.
277. TANNERT, P. 1905. Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. — Diss. Zürich.
278. TAYLOR, W. R. 1920. A morphological and cytological study of reproduction in the genus *Acer*. — Contrib. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania, 5.
279. — 1921. The embryogeny of *Cyrtanthus parviflorus* BAKER. — Amer. Journ. of Bot., 8.
280. TCHERNOYAROW, M. 1915. Les nouvelles donnés dans l'embryologie du *Myosurus minimus* L. — Mém. de la soc. des naturalistes de Kiew, 24.
281. THOMAS, ETHEL M. 1900 a. On the presence of vermiform nuclei in a Dicotyledon. — Annals of Bot., 14.
282. — 1900 b. Double fertilization in a dicotyledon — *Caltha palustris*. — Annals of Bot., 14.
283. VAN TIEGHEM, P. 1900. Sur la prothalle femelle des Stigmatées. — Journal de Bot., 14.
284. TISCHLER, G. 1913. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. — Jahrb. f. wiss. Bot., 52.
285. — 1921—1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. — Handbuch der Pflanzenanatomie herausgegeben von K. LINSBAUER. Berlin.
286. — 1924. Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern. — Jahrb. f. wiss. Bot., 64.
287. TISON, M. A. 1919. Sur le suspenseur du *Trapa natans* L. — Revue gén. de Bot., 31.
288. TOKUGAWA, Y. and KUWADA, Y. 1924. Cytological studies on some garden varieties of *Canna*. — Japan. Journal of Bot., 2.
289. TRELEASE, W. 1918. Two new terms cormophytaster and xeniophyte axiomatically fundamental in botany. — Proc. of the American Phil. Soc. held at Philadelphia for promoting useful knowledge, 55.

290. TREUB, M. 1898. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* BL. — Ann. jard. bot. Buitenzorg, 15.

291. UMIKER, O. 1920. Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis* RICH. — Freiburg i. Br. — Diss. Zürich.

292. VANDENDRIES, R. 1909. Contribution à l'histoire du développement des Crucifères. — La cellule, 25.

293. VERMOESEN, CAMILLE. 1911. Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les angiospermes (*Neottia ovata, Orchis latifolia, O. maculata, Epipactis palustris, E. latifolia).* — La cellule, 27.

294. DE VRIES, H. 1900. Sur la fécondation hybride de l'endosperm chez le Maiz. Révue gén. de bot., 12. (Eine vorläufige Mitteilung in Compt. rend. hebd. des séances de l'acad. de sci. Paris. 1899.)

295. WALLER, A. E. 1917. Xenia and other influences following fertilization. — Ohio Journ. of Science, 17.

296. WATKINS, A. E. 1925. Genetic and cytological studies in wheat, II. — Journ. of Genetics, 15.

297. WEATHERWAX, P. 1919. Gametogenesis and fecundation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. — Bull. Torrey Bot. Club, 46.

298. WEBBER, H. J. 1900. Xenia, or the immediate effect of pollen, in maize. — U. S. Dep. of Agriculture. Bull., 22.

299. WEINSTEIN, A. I. 1926. Cytological studies on *Phaseolus vulgaris.* — American Journ. of Bot., 13.

300. WEINZIEHER, S. 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. — Flora, 106.

301. WELSFORD, E. J. 1914. The genesis of the male nuclei in *Lilium.* — Annals of Bot., 28.

302. WENIGER, WANDA. 1917. Development of embryo sac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens.* — Bot. Gaz., 63.

303. — 1918. Fertilization in *Lilium.* — Bot. Gaz., 66.

304. WIEGAND, K. M. 1900. The development of the embryo-sac in some monocotyledonous plants. — Bot. Gaz., 30.

305. WINGE, Ö. 1919. Om den ikke mendlende Arvelighed hos brogetbladede Planter. — Meddel. fra Carlsberg Laboratoriet, 14: 3.

306. WÓYCICKI, Z. 1910. Die Endphasen der Pollenentwicklung bei *Yucca recurva* SALISB. — Compt. rend. d. séances de la soc. sci. de Varsovie, 3.

307. WYLIE, R. B. 1904. The morphology of *Elodea canadensis.* — Bot. Gaz., 37.

308. — 1923. Sperms of *Vallisneria spiralis.* — Bot. Gaz., 75.

309. — and YOCUM, ALICE E. 1922. The endosperm of *Utricularia.* — Univ. Iowa stud. nat. hist., 10.

310. YORK, H. H. 1904. The embryo-sac and embryo of *Nelumbo.* — Ohio Naturalist, 4.

311. — 1913. The origin and development of the embryo sac and embryo of *Dendrophthora opuntiodes* and *D. gracile,* II. — Bot. Gaz., 56.

312. ZIEGLER, A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomataceen. — Bot. Archiv, 9.

INHALT.

Seite

I. Einleitung 169

II. Über die Pollenschläuche 169

1. Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche 169
2. Apogame Entwicklung durch Pollenschläuche induziert 171
3. Mehrere Pollenschläuche können in den Embryosack eindringen 172
4. Zwei Fälle, wo sich die beiden Spermakerne nach Angabe auf verschiedene Zweige desselben Pollenschlauches verteilen 172
5. Pollenschläuche, die verhältnismässig weit innerhalb des Embryosackes wachsen, ehe sie platzen 173
6. Das Verhalten der Pollenschläuche zu den Synergiden bei der Befruchtung 174

III. Die männlichen Gameten 176

1. Form, vermutete Eigenbewegung und Grösse der Spermakerne 176
2. Spermazellen und nackte Spermakerne 177
3. Die vermutete genetische Bedeutung eines Einführens von männlichem Plasma in die Eizelle 179
4. Plasmaeinschlüsse im Kerninnern bei der Befruchtung 180
5. Überzählige Kerne 181
6. Nukleolen in Spermakernen 182

IV. Die doppelte Befruchtung 183

1. Die Eibefruchtung 183
2. Die Verbreitung der doppelten Befruchtung 184
3. Verzeichnis der Pflanzen, bei denen die doppelte Befruchtung beobachtet ist 186
4. Die Reihenfolge in der die Polkerne und Spermakerne verschmelzen 192
5. Der Zustand der Kerne bei der Verschmelzung 193
6. Terminologisches 194
7. Einige Versuche den Embryosackbau der Angiospermen mit den Verhältnissen bei den Gymnospermen zu homologisieren 197

V. Zur Genetik des Endosperms 198

1. Xeniebildungen und Ectogonieerscheinungen 198
2. Fälle wo bei reziproken Kreuzungen der mütterliche Endospermtypus dominiert 200
3. Die Entstehung von Mosaikendospermen 201
4. Kritik einer Behauptung von Fujii und Kuwada 204
5. Heterosis 205

Seite

VI. Ausbleiben der Doppelbefruchtung 205

VII. Andere Befruchtungsanomalien 209

1. Disperme Befruchtung..... 209

2. Synergidenbefruchtung 210

3. Antipodenbefruchtung; Embryosäcke mit umgekehrter Polarität 210

4. Einige allgemeine Erörterungen 211

VIII. Merogonie 212

IX. Entwicklung haploider Eizellen 213

Zitierte Literatur..... 214

ZUSATZ IN DER KORREKTUR.

Da ich mich zwischen Einsendung dieser Abhandlung und Korrekturlesen wegen Krankheit nur eine ganz kurze Zeit in Uppsala aufgehalten habe, kann ich hier anhangsweise die während dieses Jahres eventuell erschienene Befruchtungsliteratur nicht näher besprechen. Die doppelte Befruchtung ist jedoch, wie ich erfahren habe, bei *Theobroma Cacao* (CHEESMAN, E. E. 1927. Fertilization and embryogeny in *Theobroma Cacao* L. — Annals of Bot., 41.) und *Wahlbergella affinis* (ROCÉN, T. 1927. Zur Embryologie der Centrospermen. — Diss. Uppsala.) wahrgenommen worden. Herr Dr. A. FRISENDAHL hat mir auch freundlichst mitgeteilt, dass er diese Erscheinung bei *Elatine hydropiper* und *E. triandra* beobachtet hat. Miss EMMA FISK (The chromosomes of *Zea Mays*. — American Journal of Bot., 14. 1927. S. 70.) hat in Endospermkernen von Mais, wie zu erwarten war, die triploide Chromosomenzahl festgestellt.

Fiskebäckskil im Juli 1927.

CORRELATIONS BETWEEN MILK-YIELD AND BUTTER-FAT-PERCENTAGE IN AYRSHIRE CATTLE

I. INDIVIDUAL CORRELATION

BY *GERT BONNIER*
ZOOTOMICAL INSTITUTION, UNIVERSITY OF STOCKHOLM

A number of investigations have been made in regard to the hereditary nature of the two properties — quantity and butter-fat percentage — of milk, but it has been clearly impossible to carry them out on a scale and with the certainty, which we are accustomed to demand from genetical study. Thus we know very little as to *how* they are inherited. The only fact we are at present able to affirm with certainty is that they *are* inherited. If, however, we wish to penetrate further into the question of the mode of inheritance of these properties, it seems necessary to study as well the different correlations which may be supposed to exist between them. We then find in the first place two types of correlation worthy of special consideration, viz. those which may be termed the *individual* correlation and the *correlation of population*. In the present paper the former type only is dealt with.

The individual correlation for a given cow is obtained by the following method. Her milk is as usual controlled at certain intervals, each control giving two figures, one showing the quantity of milk produced by the cow in question, the other showing the percentage of fat in the said milk. If these figures are placed in parallel columns each time the cow is controlled, they give two series of figures for which we are able to calculate in the usual way a correlation-coefficient, which thus forms the coefficient for the individual correlation of this particular cow. Now, as it has long been a known fact that the fat percentage of the milk of each individual cow increases as the quantity of her milk decreases, we may a priori infer that this coefficient must have a negative value.

The material forming the basis for the present investigation is composed of figures drawn from a stock of 79 cows of so-called

TABLE 1. *Giving the values for the 79 cows of their unweighed mean butterfat-percentage M_f, their mean milkyield M_y (in kg), the individual correlation coefficient r, the number of controls N; further the value* $z = {}^1/_2\ [{}_e\log\,(1+r) - {}_e\log\,(1-r)]$ *and its standard error* $\sigma_z = \frac{1}{\sqrt{N-3}}$.

Number of Cow	M_f	M_y	r	N	z	σ_z	Number of Cow	M_f	M_y	r	N	z	σ_z
239	3,84	12,28	+ 0,0169	125	+ 0,01690	0,0905	249	4,60	10,05	— 0,5439	123	— 0,60968	0,0913
148	3,96	10,72	— 0,0221	96	— 0,02221	0,1037	123	4,13	13,09	— 0,5481	124	— 0,61566	0,0909
197	4,05	10,58	— 0,0829	105	— 0,08259	0,0990	125	4,23	13,98	— 0,5531	196	— 0,62284	0,0720
118	3,66	9,30	— 0,1407	138	— 0,14163	0,0861	185	4,18	11,51	— 0,5616	126	— 0,63516	0,0902
181	3,96	10,38	— 0,1999	128	— 0,20263	0,0894	237	4,29	9,47	— 0,5657	132	— 0,64118	0,0880
140	3,91	10,30	— 0,2572	212	— 0,26311	0,0692	229	3,91	10,74	— 0,5692	154	— 0,64634	0,0814
141	3,91	11,87	— 0,2593	108	— 0,26536	0,0946	218	4,17	10,89	— 0,5729	95	— 0,65183	0,1043
147	3,91	11,19	— 0,2754	181	— 0,28270	0,0750	131	4,14	9,65	— 0,5761	135	— 0,65661	0,0870
120	4,09	8,78	— 0,3000	184	— 0,30952	0,0743	256	4,17	10,96	— 0,5780	83	— 0,65945	0,1118
187	3,78	12,35	— 0,3208	176	— 0,33254	0,0760	254	3,98	10,21	— 0,5837	117	— 0,66806	0,0937
183	4,23	9,30	— 0,3424	109	— 0,35681	0,0971	217	4,96	10,66	— 0,5848	168	— 0,66972	0,0779
165	4,04	10,17	— 0,3447	167	— 0,35942	0,0781	162	4,14	11,00	— 0,5855	159	— 0,67079	0,0801
201	4,15	9,44	— 0,3596	98	— 0,37642	0,1026	212	4,16	11,74	— 0,5865	117	— 0,67232	0,0937
186	4,02	9,07	— 0,3719	97	— 0,39063	0,1031	250	4,30	11,41	— 0,6117	103	— 0,71163	0,1000
232	4,23	12,16	— 0,3720	156	— 0,39074	0,0808	179	4,40	9,96	— 0,6196	159	— 0,72435	0,0801
133	4,35	10,93	— 0,3792	106	— 0,39913	0,0985	157	3,98	11,00	— 0,6221	118	— 0,72843	0,0932
188	4,17	9,53	— 0,4040	138	— 0,42842	0,0861	127	4,32	11,23	— 0,6231	193	— 0,73006	0,0725
166	4,04	10,27	— 0,4167	139	— 0,44369	0,0858	264	4,29	9,41	— 0,6235	73	— 0,73071	0,1195
176	4,10	9,51	— 0,4208	187	— 0,44867	0,0737	194	4,37	10,48	— 0,6245	233	— 0,73235	0,0659
170	4,22	8,28	— 0,4244	139	— 0,45305	0,0858	164	4,29	9,49	— 0,6273	259	— 0,73695	0,0625
252	3,94	8,73	— 0,4322	99	— 0,46260	0,1021	124	4,12	11,74	— 0,6289	206	— 0,73959	0,0702
245	4,13	7,91	— 0,4564	108	— 0,49275	0,0946	158	4,15	10,03	— 0,6297	178	— 0,74067	0,0756
177	4,10	9,27	— 0,4640	174	— 0,50240	0,0765	174	4,32	10,15	— 0,6406	126	— 0,75919	0,0902
242	4,02	9,51	— 0,4696	131	— 0,50956	0,0884	203	3,91	11,71	— 0,6448	222	— 0,76635	0,0676
259	4,62	10,02	— 0,4888	86	— 0,52948	0,1098	255	4,62	9,43	— 0,6538	42	— 0,78191	0,1601
146	4,14	10,31	— 0,4912	137	— 0,53764	0,0857	196	4,17	9,98	— 0,6652	119	— 0,80208	0,0929
202	4,04	9,93	— 0,4942	58	— 0,54160	0,1348	150	4,10	9,57	— 0,6660	120	— 0,80352	0,0924
134	4,40	10,31	— 0,5017	209	— 0,55157	0,0697	192	4,38	9,90	— 0,6683	112	— 0,80766	0,0958
215	4,36	8,80	— 0,5020	84	— 0,55197	0,1111	130	4,06	12,56	— 0,6709	202	— 0,81238	0,0709
132	4,38	9,52	— 0,5029	158	— 0,55318	0,0803	222	4,44	9,43	— 0,6721	56	— 0,81457	0,1374
135	4,20	10,76	— 0,5047	196	— 0,55558	0,0720	253	4,45	9,17	— 0,6747	115	— 0,81895	0,0945
204	4,22	8,38	— 0,5112	164	— 0,56437	0,0788	126	4,91	9,45	— 0,6756	116	— 0,82098	0,0941
221	4,16	10,11	— 0,5179	74	— 0,57347	0,1187	231	3,97	8,57	— 0,6834	35	— 0,83547	0,1768
169	3,98	10,45	— 0,5185	132	— 0,57429	0,0880	224	4,39	9,61	— 0,6858	137	— 0,83998	0,0864
175	4,17	9,54	— 0,5211	115	— 0,57785	0,0945	247	4,91	11,40	— 0,6964	118	— 0,86028	0,0932
208	4,56	6,90	— 0,5227	77	— 0,58005	0,1162	262	4,49	10,75	— 0,6987	88	— 0,86476	0,1085
225	4,54	9,47	— 0,5252	76	— 0,58349	0,1170	235	4,34	9,50	— 0,7191	133	— 0,90578	0,0877
155	4,09	12,35	— 0,5337	200	— 0,59531	0,0712	223	4,15	9,33	— 0,7413	80	— 0,95336	0,1140
199	4,14	9,85	— 0,5353	168	— 0,59755	0,0779	220	4,16	10,65	— 0,8337	49	— 1,20020	0,1474
195	3,96	10,45	— 0,5385	155	— 0,60204	0,0811	—	—	—	—	—	—	—

Swedish-Ayrshire breed from Aranäs farm, and I must beg to present my hearty thanks to the owner, Mr C. G. WEMAN, and to the secretary of the Swedish Ayrshire Society, Mr H. RYDE, for their kindness in placing these figures at my disposal.

The result of these calculations is seen in Table 1. Here follows the explanation of the various headings: M_f denotes the arithmetic mean of percentages of fat from the *total* of controls of each particular cow, or, in other words, the unweighed average percentage of fat. M_y shows in a similar way the arithmetic mean of the quantity of milk according to the total of controls expressed in kilogrammes. r is the coefficient of the correlation between these quantities, calculated as usual according to the product moment formula, and N denotes the number of controls for each individual cow. The reason why N varies so much for the different cows is that I considered that the material at my disposal should be treated in its entirety. As will be seen by the table, N falls in some few cases below 100 or rises above 200, although ranging in general between 100 and 200. FISHER (1921) has, however, pointed out that the standard error for r when calculated according to the usual formula $\frac{1-r^2}{\sqrt{N}}$ becomes entirely misleading unless r is at the same time rather low and N somewhat high. I have on this account reckoned with the number proposed by him

$$z = {}^1/_2 \, [{}_e\log\,(1+r) - {}_e\log\,(1-r)]$$

for which the standard error is practically independent of r and equivalent to $\sigma_z = \frac{1}{\sqrt{N-3}}$.

It will be seen in table 1 that all the values of r — excepting the first — are, as was to be expected, negative. But it will likewise be seen by this table, which is arranged according to the rising numerical value of r, that r has a considerable range of variation; varying in fact from $+\,0{,}0169$ to $-\,0{,}8337$. The question therefore arises: Does any established law for this variation exist? We get a hint of the import of the answer if we give a closer study to table 1. We find there namely that the values of M_f are in the main lower in the beginning of the table, higher on the whole at the end; i. e. it may be assumed that a positive correlation between the unweighed fat percentage and the negative correlation-coefficient r exists. In order to determine this matter I have set up an ordinary table of correlation (table 2) between these two quantities. And as a matter of fact, this

TABLE 2. *Table of correlation between the r and the M_f from table 1.*

TABLE 2. *Table of correlation between the r and the M_f from table 1.*

The mean butterfat-percentage M_f	The correlation coefficient r																	
	> −0,05	−0,05- −0,10	−0,10- −0,15	−0,15- −0,20	−0,20- −0,25	−0,25- −0,30	−0,30- −0,35	−0,35- −0,40	−0,40- −0,45	−0,45- −0,50	−0,50- −0,55	−0,55- −0,60	−0,60- −0,65	−0,65- −0,70	−0,70- −0,75	−0,75- −0,80	−0,80- −0,85	
3,6—3,7	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
3,7—3,8	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
3,8—3,9	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
3,9—4,0	1	—	—	1	—	3	—	—	1	—	2	2	2	1	—	—	—	13
4,0—4,1	—	1	—	—	—	—	2	1	1	2	1	—	—	1	—	—	—	9
4,1—4,2	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	4	6	2	2	1	—	1	22
4,2—4,3	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	2	2	2	—	—	—	—	9
4,3—4,4	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	4	2	1	—	—	10
4,4—4,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	3	—	—	—	5
4,5—4,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2
4,6—4,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	3
4,7—4,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,8—4,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4,9—5,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	3
	2	1	1	1	—	3	4	4	5	6	15	11	11	12	2	—	1	79

The coefficient of correlation from this table is 0,4688 giving a $z = 0{,}50854$ and $\frac{z}{\sigma_z} = 4{,}4337$ and thus $P < 0{,}00001$.

table actually gives the correlation-coefficient + 0,4688. The number z corresponding to this coefficient will be = 0,50854 and its standard error 0,1147. Now, since $\frac{0,50854}{0,1147} = 4,4337$, the probability P, that no real correlation can be found will be below 0,00001, a fact which shows that the correlation-coefficient calculated from table 2 must possess real biological importance. But, since the quantity M_f can be regarded as a hereditary quantity, it naturally follows that the number r is likewise hereditary. We are thus enabled to affirm that among the hereditary properties of a given cow, may likewise be found, besides the two already known — average milk quantity and average fat percentage — the actual correlation-coefficient between the milk quantity and the fat percentage produced by the cow in question at the different controls. In addition to this it seems possible that some form of linkage must exist between the genes for M_f and those for r.

It is evident that, from an economic point of wiev, a cow with low numeric value of her correlation-coefficient is to be preferred to one with a high numeric value of this coefficient. In order to make this fact quite clear, we have only to imagine two cows possessing the following properties: both give during a certain period of lactation exactly the same amount of milk, which may be supposed to be at its maximum height at the beginning of the period, diminishing steadily to reach its minimum at the end of the period. In regard to the percentage of fat, we will suppose it to be constant in the first cow, while in the second it increases steadily from a minimum at the commencement of the period to a maximum at its close; we will likewise assume that the unweighed mean value for the second corresponds with the fixed percentage of fat of the first. The first cow has therefore an $r = 0$, while the second has $r = -1$, both possessing in addition the same value for M_f and M_y. It is evident, however, that the first cow produces the greater amount of butter-fat.

Thus we have to reckon with the two hereditary quantities M_f and r, which from the economic point of view make it preferable to keep cows with a high M_f-value but low numeric value of r. Since, however, the correlation between the mean fat percentages M_f and the correlation-coefficient r was not absolute, but showed a coefficient = + 0,4688, it may be conceivably possible, by paying attention to these conditions when breeding cattle, to produce animals uniting in themselves both these valuable properties, i. e. high degree of M_f and numerically low r. In order to penetrate further into this question,

TABLE 3. *Table of correlation between the r and the M_y from table 1.*

The correlation coefficient r

TABLE 3. *Table of correlation between the r and the M_y from table 1.*

The correlation coefficient r

The mean milk-yield	> −0,05	−0,05- −0,10	−0,10- −0,15	−0,15- −0,20	−0,20- −0,25	−0,25- −0,30	−0,30- −0,35	−0,35- −0,40	−0,40- −0,45	−0,45- −0,50	−0,50- −0,55	−0,55- −0,60	−0,60- −0,65	−0,65- −0,70	−0,70- −0,75	−0,75- −0,80	−0,80- −0,85	
6,5—7,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
7,0—7,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7,5—8,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
8,0—8,5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2
8,5—9,0	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	1	—	—	—	4
9,0—9,5	—	—	1	—	—	—	1	2	—	1	1	1	2	4	1	—	—	14
9,5—10,0	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	3	1	1	4	1	—	—	14
10,0—10,5	—	—	—	1	—	1	1	—	1	2	5	1	3	—	—	—	—	15
10,5—11,0	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	1	4	—	1	—	—	1	10
11,0—11,5	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	3	1	—	—	—	6
11,5—12,0	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	5
12,0—12,5	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	4
12,5—13,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
13,0—13,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
13,5—14,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
	2	1	1	1	—	3	4	4	5	6	15	11	11	12	2	—	1	79

The coefficient of correlation from this table is $-0{,}0611$ giving a $z = -0{,}06115$ and $\frac{z}{\sigma_z} = 0{,}5331$ and thus P very near 0,6.

however, a larger material is requisite than that which I had at my disposal. It is of special importance to investigate the variations of the correlation-coefficients for cows which are in the same year of lactation.

Table 3 serves to determine the question of whether any correlation likewise exists between M_y and r. It shows, however, a correlation coefficient of only $-0{,}0611$, corresponding to a value of $\frac{z}{\sigma_z}$ of $0{,}5331$, which answers to a probability P of about $0{,}6$ that no real correlation exists. The answer to the latter question is thus in the negative.

SUMMARY.

1. For 79 cows of the so-called Swedish-Ayrshire breed the coefficient r has been calculated of the correlation existing for each individual cow between the amount of milk and the percentage of fat produced by her at the different controls.

2. This coefficient varies between $+0{,}0169$ and $-0{,}8337$.

3. This variation is, however, fixed in so far as the r of each individual cow is to a certain extent dependent on her unweighed fat percentage M_f. If we, e. g. calculate the correlation-coefficient between the 79 different $-r$ and the 79 different M_f, we arrive at the value $+0{,}4688$, with a probability P less than $0{,}00001$ for this new correlation being without biological significance.

4. Since M_f is a hereditary quantity, we must from the foregoing draw the conclusion that r must likewise be a hereditary quantity.

5. It has been pointed out that, from the economic point of view, it is advantageous to have a high value for M_f, but a low numeric value for r, wherefore, in breeding, the breaking down of the connection, affirmed as existing between high values of M_f and high numerical values of r, should be aimed at.

6. It has been proved that no similar connection exists between the average milk quantity M_y and r.

LITERATURE CITED.

1. FISHER, R. A. 1921. On the »probable error» of a coefficient of correlation deduced from a small sample. Metron 1, part 4, p. 1—32.

DE L'APPLICABILITÉ DE QUELQUES FORMULES STATISTIQUES À LA BIOLOGIE

PAR *GERT BONNIER*
L'INSTITUT ZOOTOMIQUE, UNIVERSITÉ DE STOCKHOLM

I.

DANS un mémoire récent, ROMELL (1924) a critiqué une méthode par moi employée (1924) pour l'évaluation des erreurs moyennes, et dans ce même mémoire ÖSTLIND a proposé — après plusieurs considérations théoriques — une autre méthode qui, en réalité, est la même que celle qu'on emploie en général.

Le problème et les considérations qui se présentent sont les suivants: n de spécimens femelles de *Drosophila* lesquels sont supposés posséder la même constitution générique, donnent respectivement m_1, m_2 . . . m_n de descendants de deux sortes de types à savoir: les réguliers et les exceptionnels. Dans chaque groupe de descendants le pour-cent des exceptionnels atteint resp. p_1, p_2, . . . p_n. En outre $m_1 + m_2 + \ldots + m_n = m$ et le pour-cent des exceptionnels parmi les descendants de toutes les femelles est p, c'est-a-dire $p = \sum_{k=1}^{n} \frac{p_k m_k}{m}$. Il s'agit maintenant de comparer le terme ainsi obtenu avec un p correspondant que l'on obtient quand on prend comme point de départ des femelles d'une autre constitution générique, ou nous chercherons, en d'autres termes, une erreur moyenne de p, qui autorise, au point de vue statistique, une pareille comparaison.

Pour obtenir l'erreur moyenne d'après la méthode habituelle recommandée par ÖSTLIND, on calcule d'abord une erreur moyenne commune

$$\sigma_{p\imath n} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^{n} (p - p_k)^2}{n - 1}}$$

pour le total des p_1, p_2 . . . p_n, puis on la multiplie par le facteur $\sqrt{\frac{1}{n}}$, grâce à quoi on obtient l'erreur moyenne de la valeur moyenne

$$\varepsilon_{p\backslash n} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^{n}(p-p_k)^2}{n(n-1)}},$$

tandis que l'erreur moyenne employée par moi est définiée par la formule

$$\varepsilon = \frac{1}{m}\sqrt{\sum_{k=1}^{n} m_k^2 \varepsilon_k^2}.$$

II.

Dans son tableau 2 ROMELL a subdivisé une de mes séries en nombre de séries partielles et il calcule la valeur moyenne et l'erreur moyenne d'après ma méthode de chacune d'elles. Cette erreur moyenne est prise ensuite comme dénominateur dans une fraction où le numérateur est la différence entre la valeur moyenne de toute la série et la valeur moyenne de la série partielle. Il avance, comme argument contre ma méthode que, dans quelques cas, ce terme dépasse 3. Quant à moi je ne puis voir rien d'autre, dans ce cas, qu'une conséquence du fait que la graphique a plusieurs sommets, et qu'il a extrait d'éléments appartenant à telle ou telle partie de la courbe ce qui, pourtant, ne peut en soi diminuer l'exactitude de l'erreur moyenne de la valeur moyenne de toute la série.

III.

Il me semble donc évident que cette remarque de ROMELL n'a pas de signification comme critique des valeurs que j'ai obtenues dans l'application *pratique* de mes séries. Par contre ROMELL fait deux remarques *théoriques* qui peuvent être dignes d'être discutées, bien qu'elles ne donnent, en aucune manière, la raison pour laquelle l'erreur moyenne $\varepsilon_{p\backslash n}$, serait à préférer.

Il avance d'une part que le terme ε va vers zéro avec $\frac{1}{m}$, indépendamment de n; d'autre part, que ε est l'erreur moyenne de

$$Ep_{(n)} = \frac{Ep_1 + Ep_2 + \ldots + Ep_n}{n} \quad (Ep_k = \lim_{m_k \to \infty} p_k;\ k = 1 \ldots n)$$

quand cela devrait être à la place l'erreur moyenne de

$$Ep_{(\infty)} = \lim_{n \to \infty} Ep_{(n)}.$$

En d'autres termes: ROMELL prétend que mon erreur moyenne n'a pas suffisamment d'égard pour la valeur limite $n \to \infty$. Mais ÖSTLIND le prétend (p. 376) et comme le fait aussi remarquer ROMELL (p. 371) on peut se contenter pour l'évaluation de $\varepsilon_{p\imath n}$, de n'importe quelle petite valeur de m_k. Je peux par conséquent, avec le même droit, faire remarquer que l'erreur moyenne $\varepsilon_{p\imath n}$, n'a pas suffisamment d'égard pour la valeur limite $m_k \to \infty$, ce que l'on peut exprimer de cette manière que $\varepsilon_{p\imath n}$, est l'erreur moyenne de

$$\lim_{n \to \infty} p_{(n)} = \lim_{n \to \infty} \frac{p_1 + p_2 + \ldots + p_n}{n}$$

alors qu'elle devrait l'être de

$$Ep_{(\infty)}$$

ce qui, au point de vue biologique, est absolument condamnable.

Certes, on ignore si le pour-cent des individus exceptionels se modifie avec l'âge de la mère, mais il n'est pas non plus exclus, à priori, qu'il en soit ainsi. S'il en était ainsi, le fait que l'on se contente de petits m_k implique que l'on a seulement étudié le pour-cent d'individus exceptionels de jeunes mères, ce qui, du moins, n'était pas mon intention dans mes recherches. Un exemple encore plus probant est le suivant: admettons que nous étudions avec les mêmes méthodes la proportion des sexes chez les *Drosophiles*. Dans cet organisme, les femelles se développent plus vite que les mâles (BONNIER 1926); si parmi la descendance de chaque femelle particulière on n'envisage que les individus qui éclosent pendant, par exemple, les 4 premières heures du temps d'éclosion, on obtiendrait exclusivement des femelles, et par suite une proportion des sexes qui serait constamment 0 ♂ : 1 ♀. Et l'avance que les femelles ont dans leur développement plus rapide ne s'égalise pas avant que toute la descendance soit éclose, ce qui implique, par suite, que pour les études statistiques de la proportion des sexes, il est absolument nécessaire d'envisager le plus grand nombre possible de descendants. Il faut surtout se rappeler que l'évaluation de la structure génétique de chaque individu à part, qui a servi de base aux progrès dans les recherches modernes de l'hérédité, dépend, en grande partie, d'une connaissance complète de *toute* la descendance des individus. Donc, lorsque ÖSTLIND, en prenant comme point de départ la formule mathématique déduite $\varepsilon_{p\imath n}$, conseille d'élever le nombre des différentes cultures, toutes en diminuant la somme des individus dans chacune d'elles, c'est là renverser les choses. Cela veut dire, en

however, a larger material is requisite than that which I had at my disposal. It is of special importance to investigate the variations of the correlation-coefficients for cows which are in the same year of lactation.

Table 3 serves to determine the question of whether any correlation likewise exists between M_y and r. It shows, however, a correlation coefficient of only $-0{,}0611$, corresponding to a value of $\frac{z}{\sigma_z}$ of $0{,}5331$, which answers to a probability P of about $0{,}6$ that no real correlation exists. The answer to the latter question is thus in the negative.

SUMMARY.

1. For 79 cows of the so-called Swedish-Ayrshire breed the coefficient r has been calculated of the correlation existing for each individual cow between the amount of milk and the percentage of fat produced by her at the different controls.

2. This coefficient varies between $+0{,}0169$ and $-0{,}8337$.

3. This variation is, however, fixed in so far as the r of each individual cow is to a certain extent dependent on her unweighed fat percentage M_f. If we, e. g. calculate the correlation-coefficient between the 79 different $-r$ and the 79 different M_f, we arrive at the value $+0{,}4688$, with a probability P less than $0{,}00001$ for this new correlation being without biological significance.

4. Since M_f is a hereditary quantity, we must from the foregoing draw the conclusion that r must likewise be a hereditary quantity.

5. It has been pointed out that, from the economic point of view, it is advantageous to have a high value for M_f, but a low numeric value for r, wherefore, in breeding, the breaking down of the connection, affirmed as existing between high values of M_f and high numerical values of r, should be aimed at.

6. It has been proved that no similar connection exists between the average milk quantity M_y and r.

LITERATURE CITED.

1. FISHER, R. A. 1921. On the »probable error» of a coefficient of correlation deduced from a small sample. Metron 1, part 4, p. 1—32.

DE L'APPLICABILITÉ DE QUELQUES FORMULES STATISTIQUES À LA BIOLOGIE

PAR *GERT BONNIER*
L'INSTITUT ZOOTOMIQUE, UNIVERSITÉ DE STOCKHOLM

I.

DANS un mémoire récent, ROMELL (1924) a critiqué une méthode par moi employée (1924) pour l'évaluation des erreurs moyennes, et dans ce même mémoire ÖSTLIND a proposé — après plusieurs considérations théoriques — une autre méthode qui, en réalité, est la même que celle qu'on emploie en général.

Le problème et les considérations qui se présentent sont les suivants: n de spécimens femelles de *Drosophila* lesquels sont supposés posséder la même constitution générique, donnent respectivement m_1, m_2 . . . m_n de descendants de deux sortes de types à savoir: les réguliers et les exceptionnels. Dans chaque groupe de descendants le pour-cent des exceptionnels atteint resp. p_1, p_2, . . . p_n. En outre $m_1 + m_2 + \ldots + m_n = m$ et le pour-cent des exceptionnels parmi les descendants de toutes les femelles est p, c'est-a-dire $p = \sum_{k=1}^{n} \frac{p_k m_k}{m}$. Il s'agit maintenant de comparer le terme ainsi obtenu avec un p correspondant que l'on obtient quand on prend comme point de départ des femelles d'une autre constitution générique, ou nous chercherons, en d'autres termes, une erreur moyenne de p, qui autorise, au point de vue statistique, une pareille comparaison.

Pour obtenir l'erreur moyenne d'après la méthode habituelle recommandée par ÖSTLIND, on calcule d'abord une erreur moyenne commune

$$\sigma_{p\,in} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^{n} (p - p_k)^2}{n - 1}}$$

pour le total des p_1, p_2 . . . p_n, puis on la multiplie par le facteur $\sqrt{\frac{1}{n}}$, grâce à quoi on obtient l'erreur moyenne de la valeur moyenne

$$\varepsilon_{p\imath n} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^{n}(p - p_k)^2}{n(n-1)}},$$

tandis que l'erreur moyenne employée par moi est définiée par la formule

$$\varepsilon = \frac{1}{m}\sqrt{\sum_{k=1}^{n} m_k^2 \varepsilon_k^2}.$$

II.

Dans son tableau 2 ROMELL a subdivisé une de mes séries en nombre de séries partielles et il calcule la valeur moyenne et l'erreur moyenne d'après ma méthode de chacune d'elles. Cette erreur moyenne est prise ensuite comme dénominateur dans une fraction où le numérateur est la différence entre la valeur moyenne de toute la série et la valeur moyenne de la série partielle. Il avance, comme argument contre ma méthode que, dans quelques cas, ce terme dépasse 3. Quant à moi je ne puis voir rien d'autre, dans ce cas, qu'une conséquence du fait que la graphique a plusieurs sommets, et qu'il a extrait d'éléments appartenant à telle ou telle partie de la courbe ce qui, pourtant, ne peut en soi diminuer l'exactitude de l'erreur moyenne de la valeur moyenne de toute la série.

III.

Il me semble donc évident que cette remarque de ROMELL n'a pas de signification comme critique des valeurs que j'ai obtenues dans l'application *pratique* de mes séries. Par contre ROMELL fait deux remarques *théoriques* qui peuvent être dignes d'être discutées, bien qu'elles ne donnent, en aucune manière, la raison pour laquelle l'erreur moyenne $\varepsilon_{p\imath n}$, serait à préférer.

Il avance d'une part que le terme ε va vers zéro avec $\frac{1}{m}$, indépendamment de n; d'autre part, que ε est l'erreur moyenne de

$$Ep_{(n)} = \frac{Ep_1 + Ep_2 + \ldots + Ep_n}{n} \; (Ep_k = \lim_{m_k \to \infty} p_k;\; k = 1 \ldots n)$$

quand cela devrait être à la place l'erreur moyenne de

$$Ep_{(\infty)} = \lim_{n \to \infty} Ep_{(n)}.$$

En d'autres termes: ROMELL prétend que mon erreur moyenne n'a pas suffisamment d'égard pour la valeur limite $n \to \infty$. Mais ÖSTLIND le prétend (p. 376) et comme le fait aussi remarquer ROMELL (p. 371) on peut se contenter pour l'évaluation de $\varepsilon_{p_{(n)}}$, de n'importe quelle petite valeur de m_k. Je peux par conséquent, avec le même droit, faire remarquer que l'erreur moyenne $\varepsilon_{p_{(n)}}$, n'a pas suffisamment d'égard pour la valeur limite $m_k \to \infty$, ce que l'on peut exprimer de cette manière que $\varepsilon_{p_{(n)}}$, est l'erreur moyenne de

$$\lim_{n \to \infty} p_{(n)} = \lim_{n \to \infty} \frac{p_1 + p_2 + \ldots + p_n}{n}$$

alors qu'elle devrait l'être de

$$Ep_{(\infty)}$$

ce qui, au point de vue biologique, est absolument condamnable.

Certes, on ignore si le pour-cent des individus exceptionels se modifie avec l'âge de la mère, mais il n'est pas non plus exclus, à priori, qu'il en soit ainsi. S'il en était ainsi, le fait que l'on se contente de petits m_k implique que l'on a seulement étudié le pour-cent d'individus exceptionels de jeunes mères, ce qui, du moins, n'était pas mon intention dans mes recherches. Un exemple encore plus probant est le suivant: admettons que nous étudions avec les mêmes méthodes la proportion des sexes chez les *Drosophiles*. Dans cet organisme, les femelles se développent plus vite que les mâles (BONNIER 1926); si parmi la descendance de chaque femelle particulière on n'envisage que les individus qui éclosent pendant, par exemple, les 4 premières heures du temps d'éclosion, on obtiendrait exclusivement des femelles, et par suite une proportion des sexes qui serait constamment 0 ♂ : 1 ♀. Et l'avance que les femelles ont dans leur développement plus rapide ne s'égalise pas avant que toute la descendance soit éclose, ce qui implique, par suite, que pour les études statistiques de la proportion des sexes, il est absolument nécessaire d'envisager le plus grand nombre possible de descendants. Il faut surtout se rappeler que l'évaluation de la structure génétique de chaque individu à part, qui a servi de base aux progrès dans les recherches modernes de l'hérédité, dépend, en grande partie, d'une connaissance complète de *toute* la descendance des individus. Donc, lorsque ÖSTLIND, en prenant comme point de départ la formule mathématique déduite $\varepsilon_{p_{(n)}}$, conseille d'élever le nombre des différentes cultures, toutes en diminuant la somme des individus dans chacune d'elles, c'est là renverser les choses. Cela veut dire, en

effet, qu'au lieu de faire des recherches d'après des méthodes statistiques qui soient appropriées aux expériences biologiques, on conforme les expériences aux méthodes statistiques, et dans le cas précédent, d'une manière tout-à-fait condamnable. Je ferait observer que je n'ai naturellement rien à dire contre l'exactitude mathématique du raisonnement d'ÖSTLIND; ce n'est que contre son application dans le cas qui nous occupe, que je m'oppose.

En conséquence, la remarque principale que j'aie à faire sur l'erreur moyenne ε_{pin} est la suivante:

Le degré de sécurité que l'on obtient en l'employant est indépendant des m_k ce qui renferme une absurdité biologique.

Il n'y a certainement aucune méthode statistique que l'on puisse qualifier d'idéale. Mais pour qu'une méthode puisse être, dans le cas en question, utilisable autant que possible, il apparait opportun que le degré de sécurité qu'elle offre dépende des grandeurs respectives de n et des divers m_k.

LITTÉRATURE CITÉE.

1. BONNIER, G. 1924. Contributions to the knowledge of intra- and inter-specific relationships in *Drosophila*. Acta Zoologica 5.
2. — 1926. Temperature and time of development of the two sexes in *Drosophila*. Brit. Jour. Exp. Biol. 4.
3. ROMELL, L. G. et ÖSTLIND, J. 1924. Sur la calculation de l'erreur moyenne de la moyenne dans certaines séries de variation. Hereditas V.

CHROMOSOME NUMBER, NUCLEAR VOLUME AND POLLEN GRAIN SIZE IN GALEOPSIS

BY *ARNE MÜNTZING*
INSTITUTE OF GENETICS, SVALÖF, SWEDEN

As part of a genetical, cytological and systematical investigation of the genus *Galeopsis*, started four years ago, the chromosome numbers of eight *Galeopsis*-species have been determined.

Studies of chromosome numbers in plants are nowadays in vogue and therefore this is already written now, before the experimental investigations of the genus are finished.

Of *Labiates* practically only the genus *Lamium* has been investigated cytologically (JÖRGENSEN 1927). The chromosome numbers found here are 9 and 18. The latest list of TISCHLER (1926) also gives the numbers of *Thymus Serpyllum* (n = c:a 10) and *Coleus Rehneltianus* (n = 6—8). By taxonomists *Galeopsis* is divided into two subgenera: subg. *Ladanum* with 5 species and subg. *Tetrahit* with 4. (The systematical value of some of these species has been discussed by taxonomists. Here they are treated as species.) With the exception of *G. Reuteri* REICHB. F. all species of the genus have thus been investigated. I have not yet been able to incorporate *G. Reuteri* with my material. It differs only by a few characters from *G. Ladanum* and has probably the same number as this species and as the whole subgenus.

The chromosomes of most of the species were at first counted in root tips in the spring of 1927. During the summer and the autumn of the same year the numbers thus determined were confirmed by the counts of the haploid numbers seen at the reduction division of the pollen mother cells. As fixing fluids that of NAWASCHIN was used for root tips and CARNOY for the reduction division, both giving good results. The sections were cut 10 μ thick and stained with HEIDENHAIN'S hæmatoxyline.

The following numbers were found:

		n	*2n*
Subgenus *Ladanum* REICHB.	*G. Ladanum* L.	8	16
	G. angustifolia GAUDIN	8	—
	G. pyrenaica BARTL.	—	16
	G. ochroleuca LAMARCK.	8	16

		n	*2n*
Subgenus *Tetrahit* REICHB.	*G. pubescens* BESS.	8	—
	G. Tetrahit L.	16	32
	G. bifida BOENN.	16	32
	G. speciosa MILL.	8	16

As for *G. pyrenaica* only the diploid number could be determined, as none of the buds fixed proved to be at a suitable stage of development.

Of *G. angustifolia* and *G. pubescens* the somatic numbers were not determined, these species being grown in my cultures this summer for the first time. Figs. 1—14 show the appearance of the chromosomes. A striking contrast in chromosome shape is seen, when the somatic and reductional plates are compared. The chromosomes of the root cells are long and bar-shaped, whereas at the reduction division they are quite round. This is the case also in other genera investigated, e. g. *Trifolium* (BLEIER 1925). This strengthens the conception of the chromosomes as rather plastic bodies which may be modified in shape and size by internal and external influences. Lately NAWASCHIN (1927) has given a report of chromosome alterations in species hybrids of *Crepis*. His results point in the same direction.

Regarding chromosome numbers all plant genera investigated may be divided into three main groups:

1) Genera where all the species have the same number (*Lilium*, *Epilobium*);

2) Genera where the species have different chromosome numbers which are not multiples of each other (*Carex*);

3) Genera where the numbers form one or more multiple series. (Numerous cases).

Accordingly, *Galeopsis* belongs to the third group showing the numbers 8 and 16. The question then arises, why the two nearly related species *G. Tetrahit* and *bifida* have 16 chromosomes, when the rest of the *Galeopsis* species have only half of that number. Three possibilities are to be considered: The higher number is due to

1) fragmentation of chromosomes;

2) spontaneous doubling of 8 chromosomes;

3) summation of $8 + 8$ chromosomes through species crossing.

In order to throw some light upon the origin of the 16-chromosome species a series of measurements was carried out. The size of the pollen grains, pollen mother cells and the nuclei were investigated.

A number of cases is known where experimentally induced polyploids show larger nuclei and cells than the diploid original forms.

Thus the increase of chromosome mass in these cases is correlated with an increase of nuclear volume, plasma- and cellvolume.

BOVERI and R. HERTWIG were the first to discuss the relation between chromosome number and nuclear volume on one hand, »the nucleo-plasmic ratio» on the other. Of more recent cases the best known are those of *Solanum* (WINKLER 1916), *Datura* (BLAKESLEE 1922), *Oenothera* (GATES and others according to LEHMANN 1922, HÅKANSSON 1924) and polyploid musci (WETTSTEIN 1924).

Comparing diploid, triploid and tetraploid *Daturas* BLAKESLEE finds the pollen grains of the diploids and tetraploids normal in appearance, the latter being bigger than the former. »Pollen from a triploid is not only characterized by a large proportion of empty grains, but also by a great diversity in the size of the grains brought about by the differences in the number of chromosomes which they contain.»

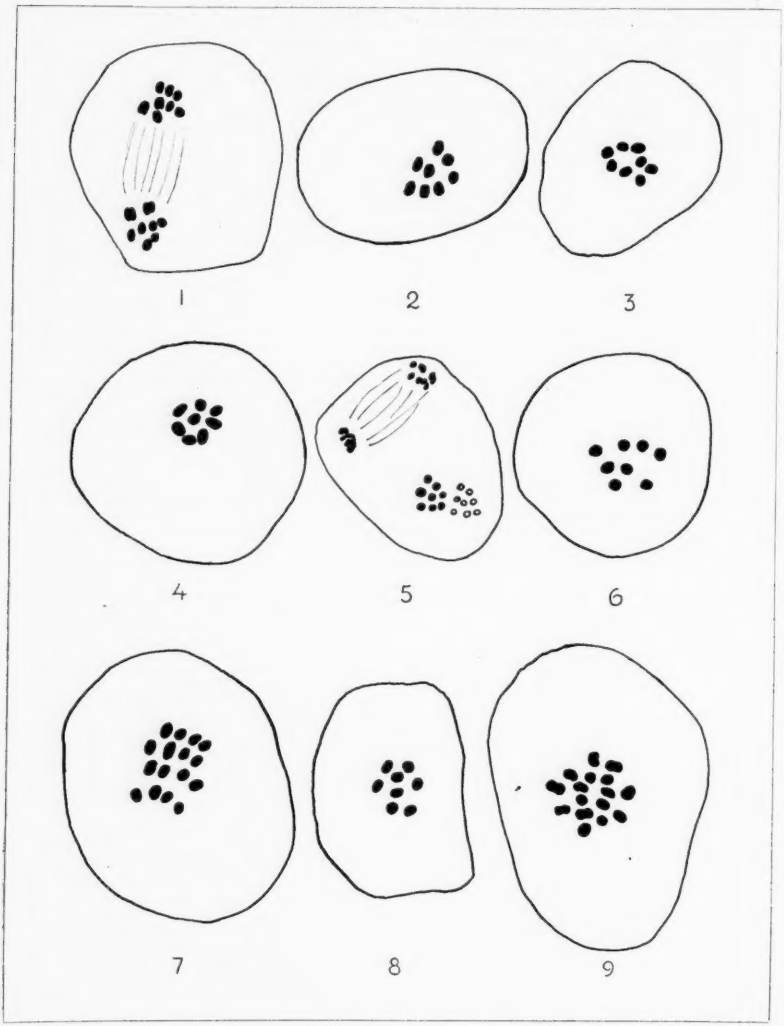
In the progeny of a tetraploid *Oenothera gigantea* plant HÅKANSSON found also a diploid individual which differed from the parental *gigantea* plant and the sister plants with higher chromosome number by smaller nuclei and cells and 3-edged pollen grains. *Gigantea* has 4-edged pollen grains. The best examples as to the relation between chromosome number and cell dimensions are perhaps furnished by the experiments of WETTSTEIN. For instance when comparing »*univalens*» and »*bivalens*» races of *Amblystegium serpens* the size of the cells and also the spores are bigger in the *bivalens* than in the *univalens* race.

In *Saccharum* BREMER (according to BLEIER 1925) has found a close relation between chromosome number and nuclear volume.

Not only in cases of true polyploidy resulting from the doubling of the same genome an increase of cell-dimensions is induced. Also in the wellknown experiments where summation of chromosomes after species-crossing has taken place the same thing is often observed, when measurements have been made.

In the constant and fertile *Nicotiana*-hybrid »*N. digluta*» ($n = 36$), produced by CLAUSEN and GOODSPEED (1925) through crossing *N. tabacum* ($n = 24$) with *N. glutinosa* ($n = 12$), measurements were made of pollen grains of the tetraploid hybrid and of its *tabacum* parent. No pollen of *glutinosa* was available at the time when measurements were made. The average diameter of pollen grains in the tetraploid hybrid was found to be 46,3 microns, of *tabacum* 36,7. The volumes are therefore in the ratio of approximately 2 : 1 (106 : 49).

By crossing *Viola arvensis* and *tricolor* J. CLAUSEN (1926) has succeeded in getting a partial summation of chromosomes. Thus his

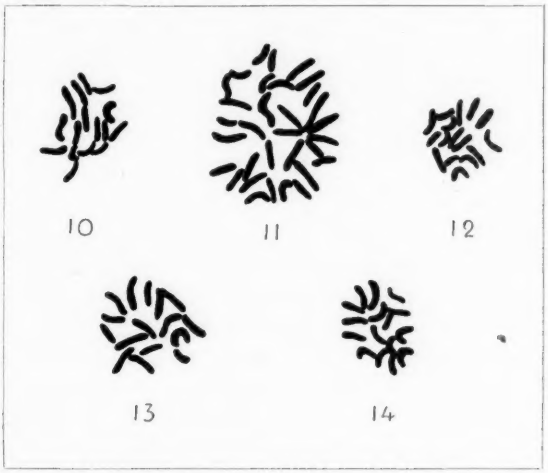


Figs. 1—9. Meiotic divisions (× 1350). — 1. *G. Ladanum*, heterotypic anaphase (some of the chromosomes split in preparation of the homotypic division). — 2. *G. Ladanum*, heterotypic metaphase. — 3. *G. ochroleuca*, heterotypic metaphase. — 4. *G. speciosa*, heterotypic metaphase. — 5. *G. angustifolia*, homotypic anaphase. — 6. *G. angustifolia*, heterotypic metaphase. — 7. *G. Tetrahit*, heterotypic metaphase. — 8. *G. pubescens*, heterotypic metaphase. — 9. *G. bifida*, heterotypic metaphase.

»*Viola hyperchromatica*» has higher chromosome number than either of the parents. It is also characterized by extraordinary vegetative development.

Another characteristic feature accompanying the increase in chromosome number is the occurrence of large pollen mother cells.

From the cases discussed above it is evident, though the measurements are mostly incomplete, that *it is typical for polyploid forms, whether they are true polyploids or produced by species-crossing to show increase of cell dimensions parallel with increase of chromosome*



Figs. 10—14. Somatic divisions (root-tips). (× 1350). — 10. *G. ochroleuca*. — 11. *G. Tetrahit*. — 12. *G. Ladanum*. — 13. *G. speciosa*. — 14. *G. pyrenaica*.

numbers. It is obvious, however, that this relation is no simple one. Lately BLACKBURN (1927), investigating chromosome numbers in *Silene*, has described two races of *Silene ciliata* differing in chromosome number, the one being tetraploid (as compared with most other *Silene*-species), the other 16-ploid. »The volume of the pollen mother cell in the two forms is very little different, that of the tetraploid being about three-quarters that of the 16-ploid». Nevertheless, even in this case a difference in size has been observed. Probably also the nuclei of the two races are somewhat different in size.

It was thought desirable to investigate the *Galeopsis*-material from the points of view discussed above, and so comparative measurements of pollen grain size, volume of the nuclei and the pollen mother cells

were made. From practical reasons only the pollen grain measurements can give statistically significant results, as a greater number of plants can be investigated. The cell dimensions can only be determined on fixed, cut and stained material, and therefore the measurements must be based on a relatively small number of plants. It is evident, however, that even in such cases *the plant individual* must be considered as the statistical unit, as an ill nourished plant most probably will show smaller pollen grains and probably also smaller nuclei than well nourished and healthy plants. This does not seem to have been realized by some investigators. HEILBORN (1924) measuring chromosomes in *Carex* has made interesting comparisons between the chromosome dimensions of the three species *Carex pilulifera, panicea* and *ericetorum*. The dimensions used for the characterization of the different species are based upon measurements of respectively 302, 408 and 265 *chromosomes*. For this means and standard errors are calculated. These values are, indeed, typical for the chromosome size of *the particular fixed plant*, but they must not be considered as average values for the *species*. In regard of quantitative characters no single plant may be used as a representative of the species. Therefore, when comparing *pilulifera, panicea* and *ericetorum* it cannot be correct to use the standard errors characteristic of the variation in chromosome size of the particular investigated individuals for calculation of the standard errors of the species differences. Similar objections must be raised against WETTSTEIN'S comparative measurements of the cell size in *Amblystegium serpens univalens* and *bivalens*. From each race 600 *cells* were measured, and for them means and standard errors were calculated. As is the case in HEILBORN'S measurements the mean error of the difference obtains too low a value (compare below discussion of table 1) and indicates a significance which probably does not exist. Although not statistically proven these measurements as well as those of HEILBORN are, of course, of great value as indications of real differences.

MEASUREMENTS OF POLLEN GRAINS.

In dry condition the pollen grains are spool-shaped; when put into water they immediately become spherical or ellipsoidal. In glycerine the swelling requires some time, and the maximal volume is somewhat less than in water (see below).

The water-method was thought to be the most practical, and thus

most of the material was treated in this way. The grains were then observed under a magnification of 1000 diameters and their contour copied by help of a camera lucida. Afterwards the drawings were measured. As the grains are not always quite spherical in shape the medium of two diameters at right angles to each other was determined.

Most of the statistic values, all standard errors and differences in the tables were calculated on the basis of the diameter-value of the drawings (expressed in millimetres). One millimetre of the drawings corresponds to an absolute size of 0,74 μ. Volume values were calculated according to the formula $\frac{4}{3}\pi r^3$. From each plant 20—30 pollen grains were measured. Within each species, with the exception of *G. pubescens* where only one biotype was available, plants from different pure lines were investigated. In total, the following data are based upon measurements of about 4000 pollen grains from 144 plants. As may be seen in the tables, the means of different biotypes within the species show but small differences. Therefore it may be correct to sum up the plant means of the different biotypes to one series of variation, the mean and standard error of which may be considered as characteristic of the species in question.

The calculation of the standard error was made as follows. As the number of individuals (n) is relatively low, the standard error of σ, calculated by the formula: $m_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$ (see JOHANNSEN 1926) must be taken into consideration. If m (the standard error of the mean) is calculated according to $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ it may be too small, if σ occasionally is too low, m being proportional to σ. But only in 2,25 cases of 100 the real σ is bigger than $\sigma + 2m_\sigma$, and only in 0,15 cases of 100 bigger than $\sigma + 3m_\sigma$. Therefore, if m is calculated according to $m = \frac{\sigma + 3m_\sigma}{\sqrt{n}}$ it only occurs 1 time of 667 that the value thus obtained (m_{max} in the tables) is too small. The standard errors of the differences have been calculated by means of this maximal standard error value. For comparison m has also been determined in the usual way.

The degree of exactitude with which the plant means have been determined is seen in table 1. Here are given the variations in pollen grain size of each of 10 plants of a *Tetrahit*-line (*Tetrahit*, biotype 1 in the tables). The standard error of the mean of each plant varies

TABLE 1.

Plant no.	27,0	27,5	28,0	28,5	29,0	29,5	30,0	30,5	31,0	31,5	32,0	32,5	33,0	33,5	34,0
1	—	—	1	—	—	2	2	—	4	1	1	1	—	2	—
2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	1	2
3	—	—	—	—	—	—	1	—	2	1	—	1	1	3	1
4	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	1	6	4	3	3
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2	1
6	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—
7	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	1	—	5	2	1
8	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	1	1	6	—	3	1	1	1
10	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	2	1	—	1	4
1—10	0	1	3	0	0	6	3	4	7	11	8	14	13	16	13

from 0,31—0,58, the average = 0,465. The plant means vary from 32,8 to 36,1. The difference 36,1 — 32,8 is $3{,}3 \pm 0{,}48$ and $D/m_D = 6{,}9$. If M_{max} instead of m is used D/m_D reaches the value of 4,9 ($m_D = 0{,}67$). Anyhow, the difference is significant. As the plants belong to the same genotype the difference is exclusively caused by modificative influences. This strikingly illustrates the danger of drawing conclusions from the measurements of only one or a few plant individuals, as has in fact been made in the cases criticised above.

In the last mentioned cases, however, a rather large number of measurements (of chromosomes as well as of cells) have been made, but even then the standard error is too low when used for differentiating the species.

This is demonstrated in table 1 by summarizing all the measured grains from the ten individuals to one series. The mean and standard error of this series ($n = 289$) is $35{,}02 \pm 0{,}16$ and $\sigma = 2{,}79$. The corresponding values for the series formed by the ten plant means are $34{,}75 \pm 0{,}36$ (or 0,59 if m_{max} is used) and $\sigma = 1{,}13$. Thus the standard error is at least 56 % lower in the former case than in the latter.

The results of the pollen grain measurements are given in tables 2—6. In table 2 the distribution of the plant means of the pollen grain diameter may be seen. In want of space the individual measures of the pollen grains are excluded and only the plant means published. Table 3 shows the means of the diameters, the means of the different

TABLE 1.

34,0	34,5	35,0	35,5	36,0	36,5	37,0	37,5	38,0	38,5	39,0	39,5	40,0	40,5	41,0	n	M ± m
—	1	1	2	3	—	7	1	—	2	1	—	—	—	—	33	34,0 ± 0,56
3	—	3	1	—	2	1	5	—	—	4	1	—	1	—	30	35,4 ± 0,57
2	2	3	1	1	—	1	2	1	2	2	—	1	1	1	30	35,3 ± 0,58
2	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27	32,8 ± 0,31
2	4	1	1	2	3	4	2	1	2	—	—	—	—	—	28	35,5 ± 0,37
1	3	2	5	1	1	5	2	2	—	—	1	—	1	—	27	35,9 ± 0,44
1	2	2	1	3	3	1	3	2	—	1	—	—	—	—	31	34,4 ± 0,52
2	1	4	3	1	1	2	2	3	5	—	—	1	—	—	26	36,1 ± 0,36
3	1	3	—	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	25	33,2 ± 0,50
—	3	2	2	6	3	1	2	1	1	—	1	—	—	—	32	34,9 ± 0,44
16	19	22	17	20	14	22	19	11	12	8	3	2	3	1	289	35,02 ± 0,16

biotypes investigated and the total means of the species in question. By means of the latter value the volume has been calculated. The smallest volume (*G. Ladanum*) has been given the value of 1,00. The relative pollen volume of the different species has been calculated on this basis.

As may be seen in the tables, the two 16-chromosome species have larger pollen grains than any of the 8-chromosome species. Their relative volume is respectively 1,44 and 1,37 whereas the highest value of any 8-chromosome species (*speciosa*) is 1,25. The differences (for the diameters) between the different species in all possible combinations are brought together in table 4. Differences which have a $D/m_D \geqq 3{,}0$ are regarded as significant. The D/m_D values of the differences between *Tetrahit* and the other species are as follows: 3,6—8,7—4,2—7,8—4,6—1,7—5,4. Thus the pollen grains of *G. Tetrahit* are significantly greater than those of any other *Galeopsis*-species investigated, with the exception of *G. bifida*, which also has 16 chromosomes. The corresponding values concerning *bifida* are 2,7—8,2—4,1—7,3—3,9—1,7 and 4,8 (the value 1,7 concerning the difference *Tetrahit-bifida*).

Only the value 2,7, the D/m_D value for *bifida-speciosa*, is somewhat low. But only in 7 cases out of 1000 the difference is no real one. It should also be remembered that m_D has been calculated on the basis of m_{max} instead of m. Under such circumstances also the difference *bifida-speciosa* may be regarded as proven.

TABLE 2. *Pollen grain size.*

Species and biotypes	Number of plants investigated (n)	Distribution of the plant means																
		28,5	29,0	29,5	30,0	30,5	31,0	31,5	32,0	32,5	33,0	33,5	34,0	34,5	35,0	35,5	36,0
Ladanum, biotype 1	10	—	1	1	3	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » 2	3	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
» » 3	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » 4	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ladanum, total	15	—	1	1	4	3	2	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
angustifolia, biotype 1.	11	—	—	—	—	—	—	1	3	2	3	2	—	—	—	—	—	—
» » 2.	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » 3.	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
angustifolia, total	13	—	—	—	—	—	1	1	4	2	3	2	—	—	—	—	—	—
pyrenaica, biotype 1.	10	—	—	2	2	—	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » 2.	5	—	—	—	—	—	2	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
pyrenaica, total	15	—	—	2	2	0	6	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
ochroleuca, biotype 1.	10	—	—	—	—	—	—	2	2	—	2	3	1	—	—	—	—	—
» » 2.	6	—	—	—	1	1	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ochroleuca, total	16	—	—	—	1	1	1	3	4	0	2	3	1	—	—	—	—	—
pubescens	8	—	—	1	2	0	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tetrahit, biotype 1.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	1	2	2	1
» » 2.	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	2	2	—	1
» » 3.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	2	1	1	—	—	—
Tetrahit, total	31	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	4	4	7	4	4	2	2
bifida, biotype 1.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	1	2	2	—	—	—
» » 2.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	5	2	—	—	—
» » 3.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	6	1	—	—	—	—
bifida, total	30	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	5	8	8	4	—	—	—
speciosa, biotype 1.	10	—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	3	1	1	—	—	—	—
» » 2.	6	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	1	1	—	—	—	—	—
speciosa, total	16	—	—	—	—	—	—	2	3	1	3	4	2	1	—	—	—	—

TABLE 3. *Pollen grain size.*

Species and biotypes	Mean (M)	Standard error (m)	Standard deviation (σ)	Standard error of σ (m_σ)	Maximal standard error (m_{max})	Volume	Relative volume
Ladanum, biotype 1.	30,00	0,29	0,91	0,20	0,48		
» » 2.	31,25	—	—	—	—		
» » 3.	30,25	—	—	—	—		
» » 4.	30,25	—	—	—	—		
Ladanum, total	30,38	0,25	0,95	0,17	0,37	14690	1,00
angustifolia, biotype 1.....	32,34	0,20	0,67	0,14	0,33		
» » 2.....	30,75	—	—	—	—		
» » 3.....	31,75	—	—	—	—		
angustifolia, total	32,18	0,21	0,77	0,15	0,34	17450	1,19
pyrenaica, biotype 1.	30,40	0,23	0,85	0,19	0,45		
» » 2.	31,45	—	—	—	—		
pyrenaica, total.....	30,75	0,24	0,93	0,17	0,37	15240	1,04
ochroleuca, biotype 1.....	32,50	0,29	0,92	0,21	0,49		
» » 2.....	30,91	—	—	—	—		
ochroleuca, total	31,91	0,29	1,15	0,20	0,44	17030	1,16
pubescens.....	30,69	0,35	0,99	0,25	0,62	15150	1,03
Tetrahit, biotype 1.	34,75	0,36	1,13	0,25	0,59		
» » 2.	34,61	0,23	0,75	0,16	0,37		
» » 3.	33,40	0,24	0,75	0,17	0,40		
Tetrahit, total	34,28	0,19	1,05	0,13	0,26	21090	1,44
bifida, biotype 1.	33,74	0,26	0,81	0,18	0,43		
» » 2.	34,10	0,17	0,53	0,12	0,28		
» » 3.	33,50	0,19	0,60	0,13	0,31		
bifida, total.....	33,75	0,12	0,68	0,09	0,17	20150	1,37
speciosa, biotype 1.	32,70	0,33	1,04	0,23	0,55		
» » 2.	32,66	—	—	—	—		
speciosa, total	32,69	0,23	0,93	0,16	0,35	18310	1,25

Also between some of the 8-chromosome species differences are found which must be regarded as significant, e. g. the difference *speciosa-Ladanum* ($D/m_D = 4{,}5$). This is possibly connected with the fact that *G. speciosa* is high, vigorous and big-flowered, with the vegetative system stronger developed than that of any of the remaining 8-chromosome species.

TABLE 2. *Pollen grain size.*

TABLE 4. *Pollen grain size. Species differences.*

Species compared	$D \pm m_D$	D/m_D	Species compared	$D \pm m_D$	D/m_D
speciosa-Ladanum	$+2{,}31 \pm 0{,}51$	4,5	*angustifolia-ochroleuca*	$+0{,}27 \pm 0{,}56$	0,5
» *-angustifolia* ...	$+0{,}51 \pm 0{,}49$	1,0	» *-Tetrahit* ...	$-2{,}10 \pm 0{,}43$	4,9
» *-pyrenaica*	$+1{,}94 \pm 0{,}51$	3,8	» *-bifida*	$-1{,}57 \pm 0{,}38$	4,1
» *-ochroleuca*.....	$+0{,}78 \pm 0{,}56$	1,4	» *-pubescens*	$+1{,}49 \pm 0{,}71$	2,1
» *-Tetrahit*.....	$-1{,}59 \pm 0{,}44$	3,6	*pyrenaica-ochroleuca*	$-1{,}16 \pm 0{,}57$	2,0
» *-bifida*	$-1{,}06 \pm 0{,}39$	2,7	» *-Tetrahit*.....	$-3{,}53 \pm 0{,}45$	7,8
» *-pubescens*	$+2{,}00 \pm 0{,}71$	2,8	» *-bifida*	$-3{,}00 \pm 0{,}41$	7,3
Ladanum-angustifolia...	$-1{,}80 \pm 0{,}50$	3,6	» *-pubescens*....	$+0{,}06 \pm 0{,}72$	0,1
» *-pyrenaica* ...	$-0{,}37 \pm 0{,}52$	0,7	*ochroleuca-Tetrahit* ...	$-2{,}37 \pm 0{,}51$	4,6
» *-ochroleuca*...	$-1{,}53 \pm 0{,}57$	2,7	» *-bifida*	$-1{,}84 \pm 0{,}47$	3,9
» *-Tetrahit*	$-3{,}90 \pm 0{,}45$	8,7	» *-pubescens*	$+1{,}22 \pm 0{,}76$	1,6
» *-bifida*	$-3{,}37 \pm 0{,}41$	8,2	*Tetrahit-bifida*	$+0{,}53 \pm 0{,}31$	1,7
» *-pubescens* ...	$-0{,}31 \pm 0{,}72$	0,4	» *-pubescens*... ...	$+3{,}59 \pm 0{,}67$	5,4
angustifolia-pyrenaica...	$+1{,}43 \pm 0{,}50$	2,9	*bifida-pubescens*	$+3{,}06 \pm 0{,}64$	4,8

TABLE 5.

	28,5	29,0	29,5	30,0	30,5	31,0	31,5	32,0
8-chromosome plants	—	1	4	9	4	11	11	17
16-chromosome plants	—	—	—	—	—	—	—	—

Diff. $34{,}01 - 31{,}50 = 2{,}51 \pm 0{,}18$; $D/m_D = 13{,}9$

TABLE 6.

Species and biotype		26,5	27,0	27,5	28,0	28,5	29,0	29,5	30,0
Tetrahit, biotype 2.	Dry grains	—	—	—	—	—	—	—	1
pyrenaica, biotype 2.		—	—	—	1	1	5	—	—
Tetrahit, biotype 2.	In glycerine	—	—	—	—	—	—	1	1
pyrenaica, biotype 2.		—	2	1	1	—	1	—	—
Tetrahit, biotype 2.	In water	—	—	—	—	—	—	—	—
pyrenaica, biotype 2.		—	—	—	—	—	—	—	—

In individual cases it is hardly possible to conclude from vegetative vigour to the size of the pollen grains, or from chromosome number to the stature of the plant. On an average, however, the 16-chromosome species must be said to be more robust in stature than the 8-chromosome species. It is evident that the pollen grain size is influenced by several developmental factors of which the chromosome number may be one.

In order to investigate somewhat closer the relation between chromosome number and pollen grain size, measurements have been made of the nuclear volume and the size of the pollen mother cells. Before the results of these measurements are discussed, a few words will be said about tables 5 and 6. In table 5 two series of variation are quoted, which are made up of all the plant means from the 8- and 16-chromosome plants respectively, without considering that they belong to different species. This is done in order to give a survey of the situation though it is scarcely quite correct from a statistical point of view. The means of the 16- and the 8-chromosome series are respectively $34{,}01 \pm 0{,}12$ and $31{,}50 \pm 0{,}14$ and $D/m_D = 13{,}1$.

The objection might be made that the difference in pollen grain size found might be due to different swelling capacity of the grains,

TABLE 5.

32,0	32,5	33,0	33,5	34,0	34,5	35,0	35,5	36,0	36,5	n	M ± m
5	8	9	3	1	—	—	—	—	—	83	$31{,}50 \pm 0{,}14$
2	7	9	12	15	8	4	2	2	—	61	$34{,}01 \pm 0{,}12$

TABLE 6.

30,0	30,5	31,0	31,5	32,0	32,5	33,0	33,5	34,0	34,5	35,0	35,5	36,0	n	M
0	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	30,96
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	28,54
1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	30,25
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	27,45
—	—	—	—	—	—	—	2	4	2	2	0	1	11	34,61
—	2	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	5	31,45

as they were measured in water. This is not the case as will be seen from table 6. Pollen grains from two lines, one *pyrenaica* and one *Tetrahit*-line, were compared as measured in dry condition (mean taken of length- and transverse-diameter), in glycerine and in water. The following relations were found (the highest value that of the *Tetrahit*-line):

In water:	In glycerine:	Dry grains:
$\frac{34{,}61}{31{,}45} = 1{,}10$	$\frac{30{,}25}{27{,}45} = 1{,}10$	$\frac{30{,}96}{28{,}54} = 1{,}09$

Thus the agreement is good. This strongly indicates that the media in which the grains were measured do not change the relation.

VOLUME OF NUCLEI AND POLLEN MOTHER CELLS.

In order to get intact nuclei the thickness of the sections was kept at 15 μ. Magnification and method of measuring as before. As an easily recognizable stage *synapsis,* or more precisely *synizesis* (SHARP 1926), was chosen for investigation. In total 725 nuclei from 17 plants were measured. Statistical treatment of the values obtained cannot here be taken into consideration from reasons discussed above. The results may still have some value, especially considering that a very good parallelism with the pollen measurements is found. The plants investigated belong to the same biotypes as those used for the pollen measurements. From each investigated plant the means of two different buds were used as far as material was available. 25 nuclei in each bud were measured. In the tables these two means are indicated by the letters a and b respectively. In this way 12 double determinations were made. The differences a—b vary from 0,2—2,7 units and are on an average = 1,47 units, this value being = 6,4 % of the highest species mean and 8,9 % of the lowest. As the average characteristic of the species was determined through measurements of 50—150 nuclei the values thus obtained are determined with a rather good degree of exactitude. Volume and relative volume were calculated as before.

It is striking that the relative volumes of *Tetrahit* and *bifida* (2,21 and 2,10) are much higher than that of any of the 8-chromosome species and more than twice as big as the volume of *speciosa* and of *pubescens*. Thus, it is beyond reasonable doubt that the higher chromosome number in this genus is correlated with bigger nuclear volume.

A final test of the correlation between chromosome number,

TABLE 7. *Nuclear volume.*

TABLE 7. *Nuclear volume.*

Species and biotype	Number of nuclei measured	Diameter	Volume	Relative volume
Ladanum, biotype 1, total ...	25	19,6		
» » 2, » ...	25	17,1		
» » 3 a	25	16,9		
» » » b	25	15,9		
» » », total ...	50	16,4		
» » 4, » ...	25	16,8		
Ladanum, total	125	17,5	2806	1,00
angustifolia, biotype 1 a	25	17,5		
» » » b	25	17,7		
» » », total	50	17,6		
» » 2, »	25	19,3		
angustifolia, total	75	18,5	3314	1,18
pyrenaica, biotype 2 a	25	18,4		
» » » b	25	21,0		
pyrenaica, total	50	19,7	4002	1,43
ochroleuca biotype 1 a	25	20,0		
» » » b	25	18.0		
» » », total	50	19,0		
» » 2 a	25	23,0		
» » » b	25	20,4		
» » », total	50	21,7		
ochroleuca, total	100	20,4	4445	1,58
pubescens a	25	16,8		
» b	25	16,4		
pubescens, total	50	16,6	2396	0,85
Tetrahit, biotype 1 a	25	21,8		
» » » b	25	24,3		
» » », total ...	50	23,1		
» » 2 a	25	23,1		
» » » b	25	21,9		
» » », total ...	50	22,5		
» » 3 a	25	22,8		
» » » b	25	23,3		
» » », total ...	50	23,1		
Tetrahit, total	150	22,9	6288	2,24
bifida, biotype 1 a	25	21,6		
» » » b	25	22,0		
» » », total	50	21,8		
» » 2 a	25	21,6		
» » » b	25	24,3		
» » », total	50	23,0		
bifida, total	100	22,4	5884	2,10
speciosa, biotype 1 a	25	17,1		
» » » b	25	18,6		
» » », total ...	50	17,9		
» » 2, total ...	25	17,9		
speciosa, total	75	17,9	2953	1,05

nuclear volume and pollen grain size was made by the measurements of pollen mother cells. The pollen mother cells were measured during those stages when they lie free from each other and are spherical in shape, that is from about *diakinesis* to *interkinesis*. The sections studied were chosen at random, yet it was at once obvious that the 16-chromosome species had bigger pollen mother cells than those with 8-chromosomes. The results are given in table 8. The values of the relative volume are 2,20 and 1,91 for *Tetrahit* and *bifida* respectively and 1,56 for *speciosa*, that species having the largest pollen mother cells among those with 8 chromosomes.

TABLE 8. *Pollen mother cell volume.*

Species and biotype	Number of measured cells	Diameter	Volume	Relative volume
Ladanum (biotype 2)	25	30,92	14780	1,00
angustifolia (biotype 2)	»	30,46	14300	0,97
pyrenaica (biotype 1)	»	32,70	17480	1,18
ochroleuca (biotype 2)	»	32,40	17010	1,15
pubescens	»	29,58	12940	0,88
Tetrahit (biotype 1)	»	40,18	32440	2,20
bifida (biotype 1)	50	37,75	28190	1,91
speciosa (biotype 1)	25	35,32	23030	1,56

The results of all measurements made are summed up in tables 9—10. This is done in order to throw light upon the relation chromosome number → nucleus → pollen mother cell → pollen grain within each of the species separately, and also in order to compare the different species in respect of these quantities. In table 9 the average volumes of the nuclei, pollen mother cells and pollen grains are brought together. The column b/c gives the relation between pollen mother cell volume and nuclear volume. This relation may to a certain degree be considered to express the »nucleoplasmic ratio». It is not, however, the true ratio, because the nuclei have been measured at an earlier stage than the pollen mother cells, and because the cell-volume also includes that of the nucleus.

With the exception of *speciosa*, which seems to have unusually big pollen mother cells in relation to the nucleus, this »nucleoplasmic ratio» is nearly the same for all the species. Especially important is the fact that both *Tetrahit* and *bifida* have about the same value as

TABLE 9.

Species	Pollen grain volume (a)	Pollen mother cell volume (b)	Nuclear volume (c)	$\frac{b}{c}$	$\frac{b}{a}$	$\frac{a}{c}$	4a — b
Ladanum	14690	14780	2806	5,27	1,01	5,24	43980
angustifolia	17450	14300	3314	4,30	0,82	5,27	55500
pyrenaica	15240	17480	4002	4,37	1,15	3,80	43480
ochroleuca	17030	17010	4445	3,83	1,00	3,83	51110
pubescens	15150	12940	2396	5,40	0,85	6,47	47680
Tetrahit	21090	32440	6288	5,16	1,54	3,35	51920
bifida	20150	28190	5884	4,79	1,43	3,43	52410
speciosa	18310	23030	2953	7,80	1,26	6,20	50210

M = 49536

TABLE 10. *Relative volume.*

Species	Nucleus	Pollen mother cells	Pollen grains
Ladanum	1,00	1,00	1,00
angustifolia	1,18	0,97	1,19
pyrenaica	1,43	1,18	1,04
ochroleuca	1,58	1,15	1,16
pubescens	0,85	0,88	1,03
Tetrahit	2,24	2,20	1,44
bifida	2,10	1,91	1,37
speciosa	1,05	1,56	1,25

the other species. (The average relation is in the 8-chromosome species 5,16, in *Tetrahit* and *bifida* 5,16 and 4,79 respectively.) This shows that the volume of the pollen mother cell increases in proportion to the increase of the nucleus. The column $\frac{b}{a}$ shows the relation between pollen mother cells and pollen grains. *Tetrahit* and *bifida* have here a higher value than the other species (1,54 and 1,43 versus 1,02 — the average of the 8-chromosome species). In other words: the pollen grains of *Tetrahit* and *bifida* are smaller in proportion to their pollen mother cells than those of the other species. A plausible explanation of this fact can be obtained from the figures of column 4 a—b, expressing the difference in volume between the pollen mother cell and

the sum of the volumes of the four pollen grains deriving from one pollen mother cell. This value may be considered as a measure of the quantity of nourishment supplied. The table shows that this quantity is about the same in all species. Only *Ladanum* and *pyrenaica* show a somewhat lower value, but *Tetrahit* and *bifida* cannot surely be said to have a higher value than the other species. As will be seen from the following calculation this necessarily leads to the consequence that the relation of pollen grain volume between 16- and 8-chromosome species must give a lower value than the relation between the average volumes of their pollen mother cells. We have:

The average for pollen mother cell-volume of the 16-chromosome species is 30315. The corresponding average of the 8-chromosome species is 16590. This gives the relation $\frac{30315}{16590} = 1{,}82$. The average found in column 4 a—b is 49536. Thus $\frac{30315 + 49536}{16590 + 49536} = \frac{79851}{66126} = 1{,}21$. This figure represents the relation between the pollen volume of 16- and 8-chromosome species, if the relation of the pollen mother cells is 1,82, and if equal quantities of nourishment (49536) have been added in both cases. The ratio obtained in the pollen measurements is $\frac{20620}{16312} = 1{,}26$. The agreement between the calculated and actually obtained ratio is good.

The results of all measurements made may be summarised as follows: *A correlation has been shown to exist between chromosome number, nuclear volume, pollen mother cell volume and pollen grain volume.*

The studies were made as an attempt in order to throw some light upon the origin of the 16-chromosome species. One thing is clear. *It cannot here be a matter of fragmentation of chromosomes.*

This view is also supported by the fact that the chromosomes of *Tetrahit* and *bifida* are not smaller than those of the other species. Above, a number of cases has been discussed where experimentally induced increase of the chromosome number has resulted in an increase of volume of nuclei, pollen mother cells, pollen grains and somatic cells. This being the case the following conclusion is justifiable:

G. Tetrahit and bifida must have arisen under an increase of the chromatin mass, either by spontaneous doubling of the same 8-chromosome set, or by species crossing and summation of 8 + 8 chromosomes.

The latter possibility is the most probable. The investigation of the genus was started on the working-hypothesis that *G. Tetrahit* and *bifida* were phylogenetically younger types, having arisen by means of hybridisation between *G. speciosa* and some species belonging to the *Ladanum*-group, probably *G. Ladanum*. This hypothesis was founded on comparative morphological studies before the chromosome numbers were known. However, all efforts to cross *speciosa* with species belonging to the *Ladanum*-group have as yet completely failed. Assuming that the parents of *Tetrahit* and *bifida* should be sought for among types now living, there still remains another possibility — and perhaps a more probable one — namely the cross *speciosa* × *pubescens* which might by summation of chromosomes give rise to forms similar to *Tetrahit* and *bifida*. The hybrid *speciosa* × *pubescens* is known by taxonomists and is said to be quite or almost quite sterile. The cross was made by me last summer and seems to succeed as easily as the cross *Tetrahit* × *bifida*. The F_1-generation will be grown next summer.

Measurements of pollen grain size and other correlated quantities will be made also in the genera *Lamium* and *Triticum*.

SUMMARY.

1) The chromosome numbers of 8 *Galeopsis*-species have been determined, showing the numbers of 8 and 16.

2) The chromosomes appear bar-shaped in the root-tips, spherical at the reduction division. No differences in size can be seen.

3) The 16-chromosome species have larger nuclei, pollen mother cells and pollen grains than the other species of the genus.

4) Various cases where experimentally induced increase of chromosome numbers is correlated with an increase of the volume of cells and nuclei are discussed.

5) In the light of these facts and the results of the measurements the conclusion is drawn that *Galeopsis Tetrahit* and *bifida* ($n = 16$) must have arisen under an increase of the chromatin mass, either by spontaneous doubling of one set of 8-chromosomes, or, more probably, by species-crossing and summation of $8 + 8$ chromosomes.

Svalöf, Institute of Genetics, October 1927.

LITERATURE CITED.

1. BLACKBURN, K. B. 1927. Polyploidy within a species. Nature 120.
2. BLAKESLEE, A. F. 1922. Variations in *Datura*, due to changes in chromosome number. Am. Nat. 56.
3. BLEIER, H. 1925. Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Jahrb. für wiss. Botanik, Band LXIV.
4. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. Hereditas VIII.
5. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*, II. Genetics 10.
6. HEILBORN, O. 1924. Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex*. Hereditas V.
7. HÅKANSSON, A. 1924. Über die Chromosomenzahl einiger *Oenothera gigantea*-Pflanzen. Hereditas V.
8. JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. Jena.
9. JÖRGENSEN, C. A. 1927. Cytological and experimental studies in *Lamium*. Hereditas IX (Festskrift för W. JOHANNSEN $19\,^3/_2\,27$).
10. LEHMANN, E. 1922. Die Theorien der *Oenothera*-Forschung. Jena.
11. NAWASCHIN, M. 1927. Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. Zeitschr. für Zellforsch. und mikroskop. Anatomie, Band 6.
12. SHARP, L. W. 1926. An introduction to Cytology. New York.
13. TISCHLER, G. 1926. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen, in Tabulae Biologicae, Band IV.
14. WETTSTEIN, F. v. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, I. Zeitschr. für ind. Abst.- u. Vererb.-lehre XXXIII.
15. WINKLER, H. 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. 8.

HEREDITARY GROWTH ANOMALY OF THE THUMB

BY *OLUF THOMSEN*
INSTITUTE OF GENERAL PATHOLOGY, UNIVERSITY OF COPENHAGEN

THE material for this paper has been collected in the course of the last four years, with an intention to analyze the conditions for the appearance of a hereditary malformation of the thumb. This deformity may perhaps by many not be immediately recognized as a defined, specific anomaly, but a closer examination will show that the characteristic shape assumed by the thumb does not come within the limits of the physiological variation which, moreover, in most essential respects is genotypically determined, but is due to the existence of a single abnormal (mutated) gene.

Since I began collecting my material three short papers dealing with the subject have appeared, by BREITENBECHER (1923), R. A. HEFNER (1924) and H. HOFFMANN (1924). These writers have evidently also, independently of each other, been struck by the fact that a well-defined hereditary anomaly is involved which, as far as is known, has not previously been placed upon record. However, as I think that I have made a step further than my predecessors with regard to the analysis of the pathogenetic basis I have felt justified in venturing to claim a restricted space for my present publication. The characteristic feature of the appearance of the thumb will be directly obvious from the pictures reproduced here (Figs. 1—2—5) which illustrate the typical trait in individuals having this anomaly. The illustrations reproduced by the above-mentioned writers otherwise correspond exactly with mine. It will be noticed, as soon as one's attention is drawn to the fact, that the thumb is remarkably short in relation to the other fingers and — which is still more clearly seen in the X-ray picture (Figs. 2 and 5) — this deformity is exclusively due to a shortening of the *distal phalanx,* while the first phalanx is quite normally developed. The soft parts convey an impression of having become too abundant to cover the short bone in a normal way, for which reason they seem to »bulge» and give the finger a drumstick-like shape. The nail is strikingly short and broad. The remaining fingers

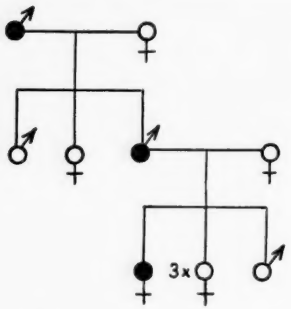


Chart 1. Family A. J.

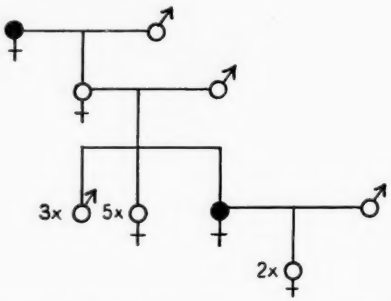


Chart 2. Family E. The abnormal woman in the first generation is dead; the information has come from her daughter.

● indicates that both thumbs are seats of the anomaly.

◐ » » left thumb is abnormal.

◑ » » right » » »

◒ » doubtful anomaly.

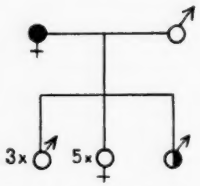


Chart 3. Family C. P.

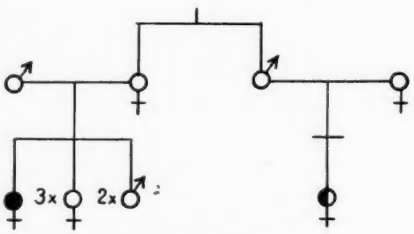


Chart 4. Family A.

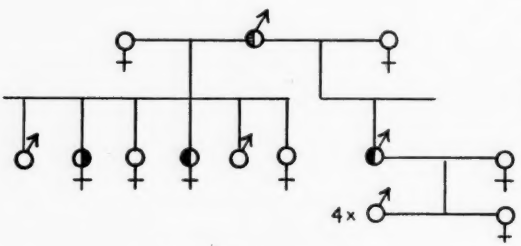


Chart 5. Family S.

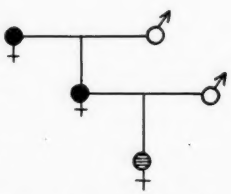


Chart 6. Family Gr.

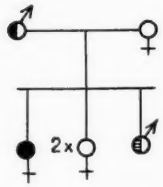


Chart 7. Family E.

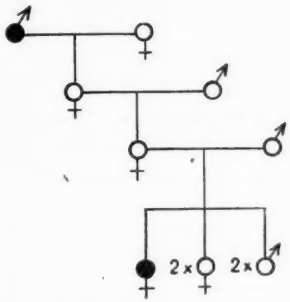


Chart 8. Family M. The abnormal man in the first generation is dead. The information has come from the abnormal woman in the last generation.

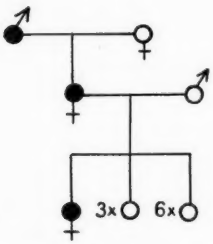


Chart 9. Family F.

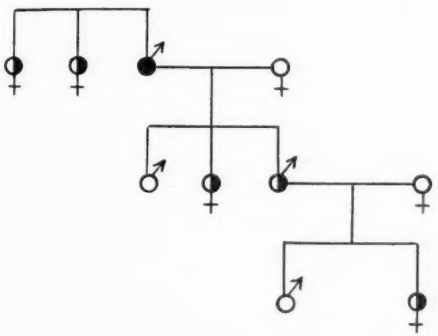


Chart 10. Family H.

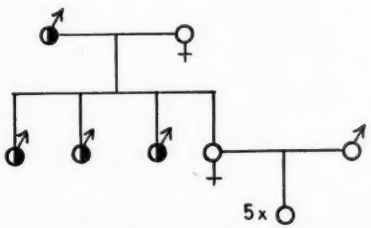


Chart 11. Family E. H.

and the shape of the hand as a whole are hardly affected. BREITENBECHER describes the hand as being »long ahd narrow», and HEFNER states that the hands on the whole *may* be »long and slender». Most of my abnormal persons have had rather coarse and plump hands with comparatively short fingers, but I have also seen hands with marked anomaly of the thumbs and with the remaining fingers long and slim. I am inclined to think, therefore, that the abnormal gene concerned has had no influence on the shape of the other fingers (as will be seen later this also conforms most closely with the pathogenetic basis of the deformity of the thumb). Nor do I believe that the gene has any influence on the growth of the rest of the body. It is true that the individuals first examined by me were rather short-legged — squat or thickset — but later I have come upon tall and slim persons showing the anomaly.

It has proved impossible to ascertain the existence of any definite abnormality of the feet, more especially of the great toe; nor have radiograms shown any such deformity. The physiological variation of the toes is unvaryingly greater than that of the hands (this is no doubt largely due to environmental conditions); at first I was inclined to consider the possibility of an abnormal shortness of the great toe, but in my subsequent comparisons and measurements of normal persons I have found no ground for this assumption. I am of opinion, therefore, that I have not positively ascertained influence on any characteristic other than the shape of the thumb.

An X-ray picture of the abnormal thumb (Fig. 5) shows that the first phalanx is of normal size in every respect, a fact which has been further established by measurements of normal and abnormal persons, while the second phalanx is short and broad; thus the base is often considerably broader than the distal articular surface of the first phalanx which in part is the reason for the drumstick-like bulging of the finger. The distal end of the bone frequently shows some hyperplasia; HEFNER calls it »a prominent flare at the top».

The ratio of the lengths of the second and first phalanx I have found to be 0,7—0,75. In persons with the anomaly the ratio is 0,4—0,45, and similar ratios are reported by BREITENBECHER and HEFNER.

That a hereditary anomaly is involved is beyond doubt. BREITENBECHER could trace the anomaly through five generations (it was of course impossible to ascertain this personally with regard to the first two generations [dead]). In the family examined by him there were 7 women and 6 men with the abnormity. The anomaly was a typical

Mendelian dominant, as one of the parents of the abnormal person was always abnormal. HEFNER has observed corresponding conditions, but reports the finding in one family (case III) of the anomaly in three out of eight children whose parents were normal. In case IV reported by the same writer only one out of 5 children had the anomaly, while parents, grandparents and all other persons in the family (also the collateral branches) were normal (as far as can be seen the writer has made no personal investigations, but has contented himself with information from a single member of the family, for which reason a limited value only can be ascribed to his statements). HEFNER considers this isolated case »an original mutation» which after all must be considered very doubtful (cf. later in this article, discussion of the mode of inheritance).

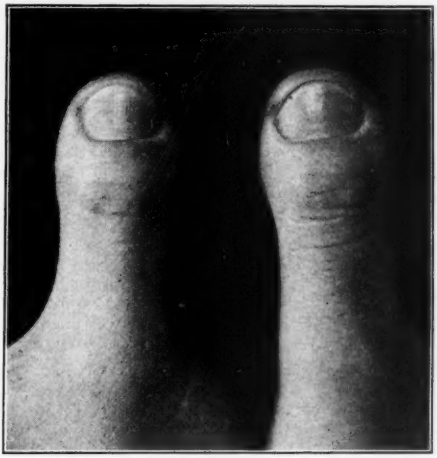


Fig. 1. Full size picture, ♀. 25 years old. Typical bilateral anomaly. Note the drumstick-like »bulging», together with the shortening of the distal phalanx, and the short and broad nail.

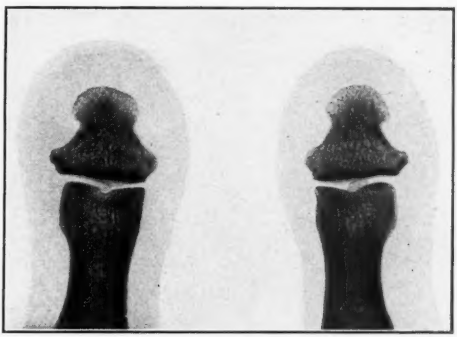


Fig. 2. Full size X-ray picture. Same person as in Fig. 1.

HEFNER states that the anomaly appeared *in but one thumb* in three out of fifteen abnormal family members (case I).

H. HOFFMANN, who evidently knows nothing of the publications mentioned here, has observed the anomaly in two cases. To judge from his very brief paper the parents of the abnormal person were in both cases normal, while a sister and the grandmother on the maternal side revealed the same peculiarity as

the individual examined. He is of opinion, however, that the anomaly must be a very rare occurrence.

My own material comprises 14 unrelated families [1], in which the anomaly has been observed in one or more members. The charts 1 to 11 present details of those cases in which the anomaly appeared in *several* members of the family. Three *isolated* cases are further at hand (2 men, 1 woman), in which the anomaly cannot be demonstrated in any other member of the more closely related family of the abnormal persons, and where information is wanting as to whether the anomaly has appeared in any of the now deceased members of former generations.

Fig. 3. About half size, ♂ 48 years old. Typical unilateral anomaly.

A few pecularities will be discussed more closely in the following lines. We are evidently dealing with a single gene with the character of a Mendelian dominant, but, as may be seen from Charts 2, 4 and 8, the dominance is not pure, as it may happen that one, or even two, generations

Fig. 4. Full size X-ray picture. Same person as in Fig. 3.

(Chart 8), are skipped. Phænotypically normal women and men have acted as transmitters or »conductors», and this mode of transmission indeed explains the »isolated» appearance observed both by HEFNER and by myself (in three cases). This, of course, serves to

[1] A 15th observation is reported in the postscript.

make HEFNER'S perception of the isolated cases as »original mutations» very unlikely. Whether a transmission of the same gene is involved in all my cases (so that all of them may still be referred to a common point of origin), or the same mutation has appeared several times, must be left undecided. Lack of knowledge of relationship does not, of course, exclude common origin. As mentioned above, HEFNER has stated that the anomaly occasionally appeared unilaterally. Instances of unilaterality have also been observed in my cases (see Figs. *3, 6, 7,* and the corresponding radiograms *4* (3), *8* (6), *9* (7) and *10,* but not as an exceptional occurrence, because unilaterality was observed in one or more members in six of my eleven families in which the anomaly appeared as a familiar trait. In two of my families (Chart 5 and Chart 11) the anomaly was even found *always* as a unilateral affection, in a total of eight individuals, and in one family (Chart 10) no positively definite information could be obtained as to whether the anomaly in one of the abnormal persons (not living in this country) was unilateral or bilateral; among the other five abnormal members of this family the affection was, at any rate, unilateral in four individuals. In Charts 1, 2, 6, 8 and 9 *only* bilateral anomaly is to be seen; in Charts 3, 4 and 10 both bilateral and unilateral anomaly. Accordingly it must be considered certain that both the unilateral and the bilateral anomaly are of the same nature, as seen from a hereditary standpoint, while it is uncertain what conditions favour the appearance of the anomaly now on both hands and now only on one hand. The families I have examined comprise a total of 37 persons having the anomaly, of whom the trait is bilateral in 20 (possibly 21) and unilateral in 17 (possibly 16).

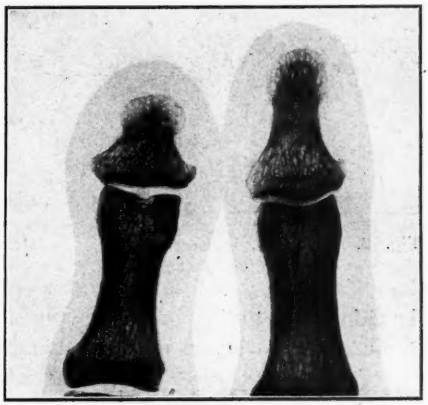


Fig. 5. Full size X-ray picture. At the right is seen the right thumb of a normal person (48 years old), at the left the right thumb of a person (the same as in Fig. 1) with typical bilateral anomaly. Note the relative ratios of 1st and 2nd phalanges, which is approximately 0,7 in the normal and approximately 0,4 in the abnormal.

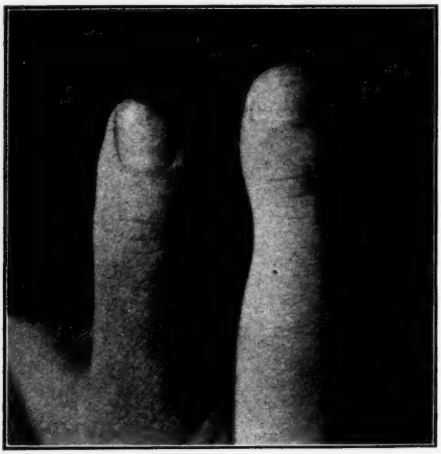


Fig. 6. Full size, ♀ 15 years old. Unilateral anomaly (right).

The unilateral appearance of a typical hereditary anomaly which has its seat in symmetrically disposed organs in itself conveys something of a problem, as, according to the theory or »scheme», the abnormal (mutated) gene would be supposed to be present in every cell in the body. I have discussed this problem in a former article dealing with hereditary poly- and syndactylism (THOMSEN 1927). Where anomalies are concerned whose phænotype may be supposed to be either not at all or only to a very slight extent conditionally induced, there seems to be no other explanation at hand than that the symmetrical parts of the body still do not possess exactly identical gene combinations because of what has been called »somatic segregation». If this is the case one understands better that the anomaly may appear as a unilateral affection. Two possibilities may now again be thought to exist: either the abnormal gene has been eliminated in some way or other on the normal side, or the remaining gene combination — what I have called »the gene milieu» — may be different on right and left sides, while the abnormal gene is bilaterally present. Where now »dominating» traits are involved — pure dominants which *never* skip a generation — and where the abnormal gene is thus never carried latent, one would be inclined to suppose that unilaterality appears because the abnormal gene in itself has been eliminated or suppressed on one side. Where anomalies are involved,

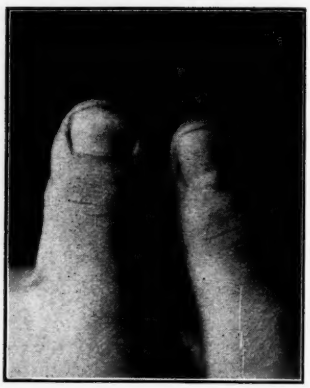


Fig. 7. Full size, ♀ 11 years old. Unilateral anomaly (left), sister of the person in Fig. 6.

however, which are frequently carried latent (the occurrence of transmitters or »conductors»), and where presumably the complete »gene milieu», characteristic of the individual, is to a certain extent of decisive importance with regard to whether the abnormal gene will manifest itself phænotypically or not, it would seem reasonable to think that unilateral differences in the »gene milieu» might cause the anomaly to appear on one side only (i. e. where the »gene milieu» is favourably conditioned), while it does not appear on the other side where a variation or difference in the »gene milieu» has created unfavourable conditions. In our present reflections, in which we are concerned with an anomaly or a trait which frequently skips generations, the last-mentioned possibility would perhaps also be capable of manifesting itself. The conclusive point lies, however, in the *frequency* with which a »somatic segregation» occurs. It is perhaps very often taken for granted that all the somatic cells of the human body possess exactly the same gene equipment and that exceptions from this rule are extremely rare, but this idea may possibly be taken as being rather a dogma than a result of substantial and tangible experience. If it should appear that a »somatic segregation» — more or less pronounced — is more likely to be the rule, there would be no difficulty in understanding that an anomaly such as a short thumb so frequently

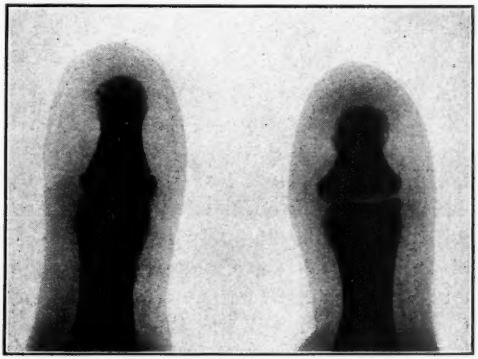


Fig. 8. Full size X-ray picture. ♀ 15 years old. Same person as in Fig. 6. Note the complete obliteration of the epiphyseal line in the distal phalanx on the right side, as contrasting with the left side.

Fig. 9. Full size X-ray picture, ♀ 11 years old. Same person as in Fig. 7. Note the almost complete obliteration of the epiphyseal line in the distal phalanx on the left side, as contrasting with the right side.

appears unilaterally. The problem demands for its solution a close study, inter alia of cytological nature, and such investigations are not yet at hand.

Chart 5 presents an example of the fact that one may doubt whether the anomaly exists or not. This is not in itself so very surprising; cases of this nature constitute transitions from the indubitable anomaly to the pure transmitter or »conductor» state. In this case the affection was, at any rate, unilateral (left hand), and the radiogram (Fig. 11) shows that the distal phalanx at all events differs to some extent from the probably normal corresponding bone on the right side. The man in question has been married twice, and both marriages show offspring with indubitable anomaly (Figs. 3, 6, 7); no doubt exists, therefore, of the fact that the children's anomaly is inherited from the father and not from the mother. A similar doubtful case is to be found in Chart 6, in which it was impossible to decide with certainty whether a five years old child had the anomaly or not (the mother was typically bilaterally abnormal).

It remains to elucidate *in which way* the anomaly appears as based upon the abnormal tendency.

The X-ray examination of a few young individuals belonging to the families 5 and 7 have led us a step further. Figs. 8 and 9 show radiograms of both thumbs in two young girls, sisters (Chart 5) aged 15 and 11 respectively. The anomaly is unilateral in both cases, and right and left thumb are affected respectively (Figs. 6 and 7). The radiogram shows very clearly that *the epiphyseal line is obliterated on the side where the anomaly has its seat,* while it is still present in the normal thumb, in accordance with the young age of the individuals. *Thus the pathogenetic basis of the anomaly is constituted, in part, by a too early ossification of the zone of growth in the distal phalanx of the thumb.* Every other epiphyseal line in hands and feet was in a quite normal condition.

Another similar case was observed: a 7 years old boy (Chart 7) whose father and sister had a typical anomaly, respectively unilateral and bilateral. The boy's thumbs showed: the right quite normal, the left doubtful. In the radiogram (Fig. 10) the epiphyseal line in the distal phalanx of the left thumb presumably showed commencing obliteration, which thus seems to have begun at a very early age. It may possibly be that the soft parts also show some degree of anomaly independent of the early obliteration of the epiphyseal line. I have not succeeded in establishing *how early* in childlife the anomaly is

demonstrable. It is true that parents in several instances have stated that they have noticed the short thumb »already in the cradle», but this may possibly be due to a fault in memory; other parents maintain that the anomaly first becomes pronounced at the fifth or sixth year.

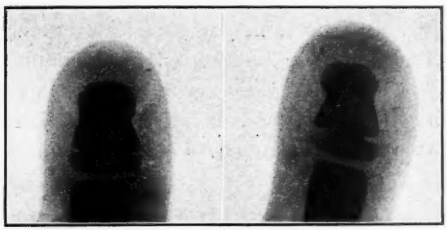


Fig. 10. Full size X-ray picture, ♂ 7 years old. On the left side the thumb is presumably the seat of a beginning anomaly. The line of ossification in the left thumb is seen to be appreciably less »open» than on the right side.

From the extent of my material the trait does not seem to be of very rare occurrence, when one first becomes aware of it. More especially in older children and in adults the anomaly is indeed particularly characteristic.

I have personally examined 2342 school children aged from seven to twelve years, without observing the anomaly in a single instance. This is presumably due to the fact that it first becomes plainly evident when the epiphyseal line becomes obliterated at the age of seven to ten, while the periosteal growth is continued, as a result of which the bone and, in connection herewith, the soft parts also become deformed. A somewhat casual examination of such young children (aged seven to ten years) may not then always lead to the detection of the anomaly, which presumably is not so rare of occurrence as might be thought from the reported examination of school children. What induces the early fusing of the epiphysis — as seen from a hereditary standpoint — cannot as yet be explained.

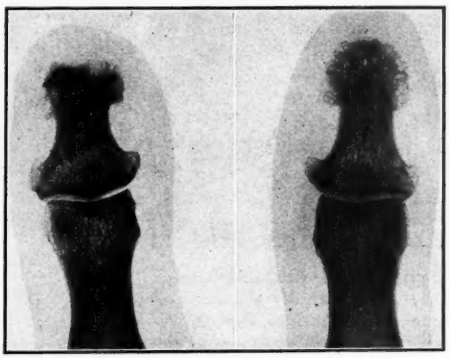


Fig. 11. Full size X-ray picture, ♂ 64 years old. Father of the persons of Figs. 3—4, 6—8, 7—9 (Chart 5). Doubtful anomaly of left thumb, which has been exposed to a lesion when the individual was young.

HOFFMANN has surmised that the trait possibly belongs within the

region of »ganz unvollkommen ausgebildeten, isolierten polydaktylischen Anomalien». After what has been said above, however, this view should be out of the question.

HEFNER has called the anomaly »brachymegalodactylism» (Gr.: *brachys,* short; *megas dactylos,* thumb). HOFFMANN has termed the condition »die hereditären Kolbendaumen».

To me it would seem preferable if the pathogenetic factor could be included: the too early obliteration of the epiphyseal line, which would lead to an »ossificatio præcox hereditaria».

POSTSCRIPT.

Since having concluded the above investigations I have come across yet another case. As this is of a very slight degree of the anomaly, equally developed on both sides, I have reproduced the case in the illustration Fig. 12.

Fig. 12. Approximately $^2/_3$ size. The anomaly only slightly pronounced (doubtful). Several cases of marked anomaly in the family.

Fig. 12 shows that the anomaly may easily come to be disregarded; the person concerned (a woman) is actually bordering on being a transmitter (»conductor»). Still, the shortness of the thumb is strikingly revealed when it is compared with the other fingers, which are extremely slender, with great difference between length and width of the nails. The X-ray examination shows the following ratio:

$$\frac{\text{2nd phalanx}}{\text{1st phalanx}} = \text{approximately } 0{,}6,$$

while the normal ratio averages 0,7 and the markedly abnormal ratio is approximately 0,4.

Several more pronounced cases exist in the family, but it has been impossible as yet to procure more detailed information.

To the X-ray Department of the Rigshospital (chief: Dr. H. PANNER) I am greatly indebted for the valuable assistance rendered in the taking of the photographs.

LITERATURE CITED.

1. BREITENBECHER, J. K. 1923. Hereditary shortness of thumbs. The journal of heredity. Vol. 14, page 15.
2. HEFNER, R. A. 1924. Inherited abnormalities of the fingers. The journal of heredity. Vol. 15, page 433.
3. HOFFMANN, H. 1924. Ueber hereditäre Kolbendaumen. Klin. Wochenschr. No. 8, page 324.
4. THOMSEN, O. 1927. Einige Eigentümlichkeiten der erblichen Poly- und Syndaktylie bei Menschen. Acta medica scandinavica, vol. LXV, fasc. 5—6, page 609.

EIN NEUER VERERBUNGSFAKTOR BEIM PFERD

VON *CHR. WRIEDT*
OSLO, NORWEGEN

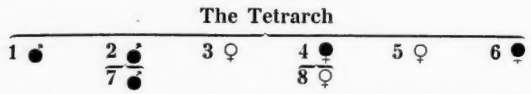
IM Pferdematerial sind in den letzteren Jahren nur wenige genetische Untersuchungen vorgenommen worden. Der Grund liegt darin, dass das Material, das man in den Stammbüchern vorfindet, meistens schon bearbeitet ist und das Sammeln des Materials aus der Praxis ausserordentlich schwierig und zeitraubend ist. Von Experimenten ist man infolge der Kostbarkeit des Materials und der langsamen Vermehrung abgeschnitten. Angesichts dieser Umstände finde ich es berechtigt, das Resultat einer kleinen Sammlung von Material zu veröffentlichen, die ich zur Beleuchtung eines erblichen Charakters beim Pferd vorgenommen habe.

Dieser Charakter sind einige eigentümliche vereinzelte, weisse Flecken, die sich bei dem berühmten verblassenden Schimmelhengst The Tetrarch und einem Teil seiner Nachkommen vorfinden. Der Unterschied zwischen diesen Flecken und der geblümten Verteilung der Flecken, wie sie für die Verblassung des gewöhnlichen Schimmels charakteristisch ist, geht aus den beigefügten Bildern hervor.

Dieser Charakter kann sich schon nach der ersten Mauser zeigen und nach den Mitteilungen, die ich bekommen habe, ist er in einem Alter von zwei Jahren vollständig deutlich. Der Unterschied zwischen Pferden mit diesen Flecken und gewöhnlich verblassenden Schimmeln verschwindet selbstverständlich, wenn die Schimmel im späteren Alter weiss werden.

Die Daten, die ich über die Vererbung dieses Charakters einsammeln konnte, umfassen nur 9 Pferde. Das Resultat der Untersuchung geht aus der beigefügten Familienübersicht hervor.

Familienübersicht.



● = unregelmässig gescheckt, ○ = gewöhnlich schimmel.

Von den angeführten Pferden habe ich im Oktober 1926 persönlich Nr. 3, 4, 5, 6, 7 und 8 untersucht.

Nr. 1 ist der Hengst Caligula, von dem die Photographie als 3-jährigem deutlich zeigt, dass er die eigentümlichen Flecken hat. Nr. 2 ist der Hengst Tetrama, der nach Mitteilungen von verschiedenen, besonders zuverlässigen und sachkundigen Seiten, solche Flecken hat.

Die Familienübersicht spricht, trotz ihrer Geringheit, mit überwiegender Wahrscheinlichkeit dafür, dass man es hier mit einem ein-

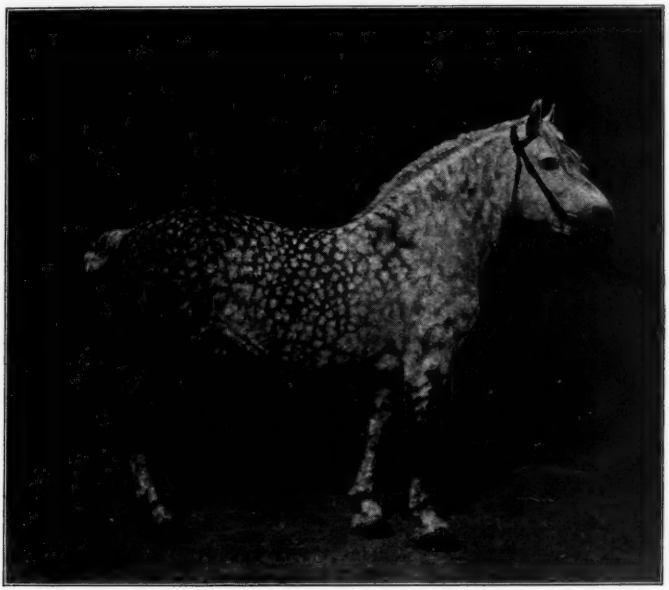


Fig. 1. Gewöhnlich verblassender Schimmel.

fachen dominanten Faktor zu tun hat, der in einfacher Dosis die eigentümliche Fleckung bei den verblassenden Schimmeln bewirkt. Eine Wirkung dieses Faktors bei nicht geschimmelten Pferden habe ich persönlich nicht konstatieren können und auf Anfragen die Auskunft bekommen, dass nichts Eigentümliches an der Farbe der nichtgeschimmelten Nachkommen nach The Tetrarch vorkommt.

Bestimmt spricht für die Dominanz des Charakters, dass von den 6 Schimmeln nach The Tetrarch, die in diese Untersuchung aufgenommen sind, 4 unregelmässig gefleckt sind. Diese 4 haben mütterlicherseits ganz verschiedene Abstammung und es ist unwahrscheinlich, dass

die vier Mütter diesen eigentümlich modifizierenden Faktor besessen haben, den ich früher nicht gesehen und auch in der Literatur nicht erwähnt gefunden habe. Für die Dominanz des Faktors spricht auch, dass Tetrama einen Sohn hat, Nr. 7 dieser Untersuchung, der schon als Fohlen diese Flecken zeigte.

Die Abspaltung von gewöhnlichen Schimmeln zeigt sich auch ganz klar; denn Nr. 3 und 5 zeigten keine Spur der eigentümlichen Flecken. Beide waren zur Zeit der Untersuchung über fünf Jahre alt, waren

Fig. 2. Tetrarch. — Man beachte die unregelmässigen Flecken auf der Kruppe.

wenig verblasst und hatten keine Andeutung von unregelmässigen Flecken.

Die verschiedenen Mitteilungen, die ich über die geschimmelten Nachkommen The Tetrarchs bekommen habe, weisen auch auf eine einfache Spaltung hin.

Hinsichtlich dieses modifizierenden Faktors muss ausdrücklich betont werden, dass seine Wirkung in doppelter Dosis unbekannt ist. Er hat ein besonderes Interesse, da er ein dominant modifizierender Faktor ist, der einen Charakter beeinflusst, der einem über den Wildtypus dominanten Faktor zugeschrieben werden muss.

DIE CHROMOSOMEN EINIGER SCIRPOIDEEN

VON *ARTUR HÅKANSSON*
LUND

VON den Gattungen der Cyperaceen kennen wir bisher nur die Chromosomenverhältnisse einer, nämlich *Carex* (HEILBORN 1924). Ausserdem ist *Scirpus palustris* zytologisch untersucht, seine haploide Chromosomenzahl soll acht sein (PIECH 1924 b). *Carex* zeigt nach der bekannten Untersuchung HEILBORNS gewisse karyologische Eigentümlichkeiten. Die Zahl der Chromosomen ist sehr variierend, in 44 untersuchten Arten wurden 22 verschiedene Chromosomenzahlen gefunden, die kleinste war 9, die höchste 56. Auch waren die Chromosomen im gleichen Kern von verschiedener Grösse. Nach seinen Studien über Chromosomenzahl und -Form bei verschiedenen Arten kam HEILBORN zur Auffassung, dass in *Carex* keine polyploide Zahlenreihe vorkommt, dass niemals eine Vervielfältigung eines ganzen Chromosomensatzes stattfand, sondern dass die Chromosomenzahlveränderungen hauptsächlich durch Duplizierung einzelner Chromosomen — infolge Störungen in der Reduktionsteilung — zustande gekommen sind. Querteilungen von Chromosomen hatten wahrscheinlich auch eine Rolle gespielt, nämlich bei der Bildung des ursprünglichen Chromosomensatzes der Gattung durch Zerfall gewisser grosser Chromosomen in je ein mittelgrosses und ein kleines.

Carex steht betreffs der Unregelmässigkeit der Chromosomenzahlen einsam im Pflanzenreich, wenigstens unter den höheren Pflanzen, nur im Tierreiche hat man analoge Verhältnisse angetroffen. Gattungen mit aberranten Zahlen kommen zwar oft vor, sie haben aber auch polyploide Arten, oder die aberranten Zahlen sind niedrig wie in *Crepis,* wo man unter den zahlreichen untersuchten Arten die Chromosomenzahlen 3, 4, 5, 6, 8, 9, 20 gefunden hat, während bei *Carex* die meisten untersuchten Arten 26—42 Chromosomen hatten. Ich wollte daher andere Cyperaceen untersuchen um zu sehen, ob in anderen Gattungen ähnliche Verhältnisse vorliegen, kommen doch unter den Gramineen, die den Cyperaceen am nächsten stehen, ausschliesslich schöne polyploide Reihen vor. Ich begann also mit einer Untersuchung

der schwedischen *Scirpus*-Arten. Leider brachten es gewisse Umstände mit sich, dass ich nicht so viele Formen untersuchen konnte wie ich anfangs beabsichtigte. Von den in Schweden vorkommenden 19 Arten — siehe »*Skandinaviens Flora*»; die oft zu selbstständigen Gattungen erhobenen *Heleocharis, Isolepis* sind hier mit *Scirpus* einverleibt — konnte ich zuverlässige Zählungen nur bei 10 ausführen. Ausserdem wurden zwei *Eriophorum*-Arten untersucht. Das Material habe ich fast ausschliesslich in der Natur gesammelt. In einigen Fällen wurde Material derselben Art von zwei verschiedenen Lokalen fixiert.

Wenn möglich wurden die Fixierungen im Felde ausgeführt. CARNOYS Alkohol-Eisessig gab von den geprüften Fixiermitteln die besten Kernplatten. Einige Arten liessen sich gut fixieren, trotzdem das Material ein wenig nachlässig behandelt wurde, so *Scirpus compressus*. Die von diesem eingesammelten Inflorescenzen lagen einen ganzen Tag, ehe sie, ohne dass die Antheren in irgend einer Weise hervorpräpariert wurden, in die Fixierflüssigkeit gelangten; trotzdem gab es in jedem Schnitt mehrere vorzügliche Kernplatten. Andere Arten, z. B. *S. maritimus*, erforderten mühevolle Untersuchungen, ehe die Chromosomenzahl bestimmt werden konnte. Das Material wurde in Paraffin eingebettet und mit HEIDENHAINS Eisen-Hämatoxylin gefärbt. Hauptsächlich wurden die heterotypische Metaphase in der Pollenmutterzelle und Pro- und Metaphase des Pollenkerns studiert.

DIE BILDUNG DER GENERATIVEN ZELLE IM POLLENKORN.

Wie bekannt verläuft die Pollenbildung der Cyperaceen sehr eigentümlich. Durch die Reduktionsteilung werden vier freie Tetradenkerne gebildet, drei degenerieren indessen immer, nur einer entwickelt sich weiter, und aus jeder Pollenmutterzelle wird ein Pollenkorn. Diese Verhältnisse hat man sonst bei den Angiospermen nicht gefunden. Die Degeneration der Tetradenzellen und die Teilung des Pollenkerns mit darauf folgender Bildung einer generativen Zelle wurden neulich von PIECH bei *Scirpus palustris* und *lacustris* untersucht (PIECH 1924 a u. b). Da die betreffenden Stadien in meinen Präparaten vorhanden waren, und meine Beobachtungen nicht in allen Punkten mit denen PIECHS übereinstimmen, will ich die Bildung der generativen Zelle kurz schildern, wobei von einer Diskussion der früheren Literatur abgesehen wird, da sie bei PIECH zu finden ist.

Die heterotypische Kernspindel hat gern eine besondere Form,

indem sie keine Spindelpole besitzt, sondern ganz stumpf ist. Solche »diarch-apolare» Kernspindeln sind von JUEL bei *Carex acuta* beobachtet und abgebildet (JUEL 1900). Extrem war in dieser Hinsicht

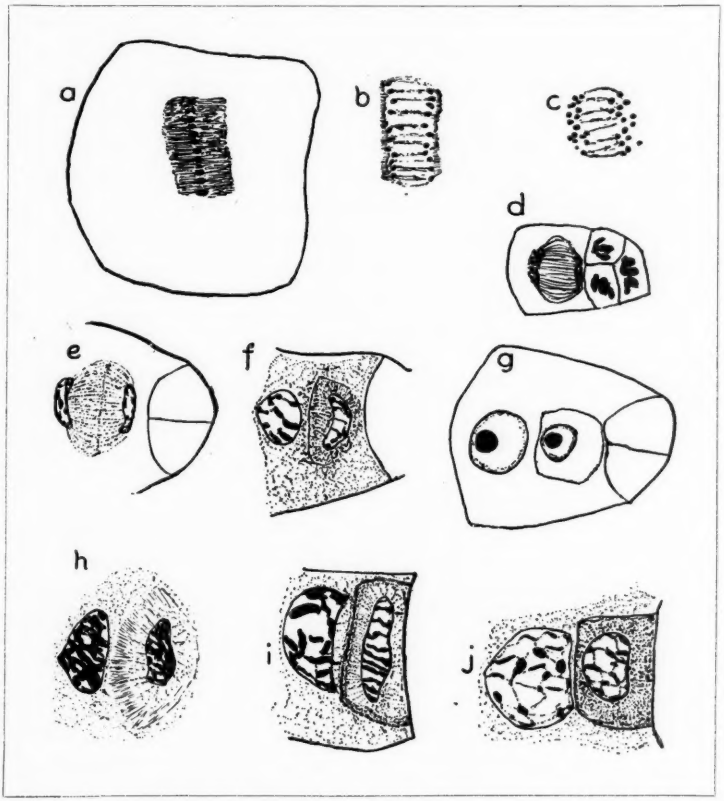


Fig. 1. *a* heterotypische Metaphase, *b* heterotypische Anaphase, *c* heterotypische Telophase in der Pollenmutterzelle von *Eriophorum vaginatum*, *d* Pollentetrade während der Teilung des Pollenkerns von *Scirpus silvaticus*, *e—g* drei Stadien in der Bildung der generativen Zelle von *S. silvaticus*, *h—j* desgl. von *S. palustris* (*h* und *j*) und *uniglumis* (*i*). — *d* × 1070, die anderen × 2000.

die Kernspindel von *Eriophorum vaginatum* (Fig. 1 *a—c*). Wie ersichtlich, wurde eine Ausbildung von Spindelpolen nicht durch Raummangel verhindert.

Drei der Tetradenkerne werden nach dem schmalen inneren Ende

der Pollenmutterzelle geführt. Sie liegen anfangs frei im Zytoplasma, später, wenn der Pollenkern sich teilt, ist jeder von eigenem Zytoplasma umgeben, und in vielen Fällen, so bei *S. palustris, silvaticus* u. a. sind die kleinen Tetradenzellen durch Zellwände von einander und von der grossen Zelle abgegrenzt (Fig. 1 *d*). Die Wände treten in den Präparaten nach Lichgrünfärbung scharf hervor. Die Zellen zeigen noch keine Zeichen einer Degeneration. Die Kerne blieben zwar klein, wuchsen nicht wie der Pollenkern, aber sie gehen gleichzeitig mit diesem in Prophase über, und man kann auch in ihnen die für die Art charakteristischen Chromosomen, allerdings in verkleinertem Format, sehen. Zu einer Teilung der kleinen Kerne kommt es jedoch nicht. Die Kernmembran wird immer aufgelöst, aber zur Bildung einer Kernspindel kommt es nur selten. Die Chromosomen bilden eine mehr oder weniger unregelmässige Ansammlung im Zytoplasma, aber bald rekonstruieren sich die drei Tetradenkerne. Eine regelmässige Teilung der Tetradenkerne habe ich also nie beobachtet, nur liegen die Chromosomen in der gleichen Zelle bisweilen in zwei Gruppen als ob ein teilweises Auseinanderwandern erfolgt wäre (Fig. 3 *i*); in solchen Fällen scheinen sich zwei unregelmässige Kerne bilden zu können, die aber vermutlich wieder verschmelzen, da ich in späteren Stadien nur einen einzigen sah.

Erst später werden die Tetradenzellen völlig verdrängt, ein Prozess den PIECH beschrieben hat. Über die Ursache der Degeneration von drei der Tetradenzellen sind mehrere Vermutungen ausgesprochen (siehe PIECH 1924 a). Ich will meinerteils zufügen, dass das Pollenfach sehr eng ist, die Pollenmutterzellen liegen dicht gedrängt und sind radial gestreckt, auch wenn die Teilung des Pollenkerns stattfindet, so dass zur Entwicklung aller Tetradenzellen nicht genug Raum vorhanden ist.

Betrachten wir jetzt die Bildung der generativen Zelle. Bei der Teilung des Pollenkerns fällt die Kernspindel mit der Längsachse der Zelle zusammen. Dies ist nicht nur für die Cyperaceen kennzeichnend, kommt auch sonst in länglichen Pollenkörnern vor, z. B. bei den Umbelliferen (HÅKANSSON 1923). Bei den von mir untersuchten Cyperaceen wurde die generative Zelle immer an der inneren Seite des Pollenkorns bei den Tetradenzellen gebildet, so dass wir eine Zeit vier kleine Zellen hier haben. Den näheren Verlauf habe ich bei *Scirpus silvaticus, palustris* und *uniglumis* studiert.

Fig. 1 *d—g* zeigen die Bildung der generativen Zelle bei *S. silvaticus*. Zwischen den beiden neugebildeten Kernen bleibt anfangs ein tonnenförmiger Phragmoplast, in ihm ist bisweilen Andeutung einer

Zellplatte zu sehen (Fig. 1 *e*). Die Fasern des Phragmoplasts werden bald undeutlich, im Zytoplasma zwischen den Kernen bildet sich eine Art Zellplatte oder Membran, die bald rund um den generativen Kern, der eine unregelmässige, abgeplattete Form hat, wächst (Fig. 1 *f*), wodurch eine generative Zelle gebildet wird. Später rundet sich die Zelle ab und löst sich von der Wand (Fig. 1 *g*). Bei den beiden anderen Arten war der Verlauf etwas abweichend (Fig. 1 *h—j*). Hier bildet sich nicht unmittelbar eine Membran sondern eine Zone von dichterem Zytoplasma, in welcher Strahlungen zu sehen sind, konzentrisch um den generativen Kern (Fig. 1 *h*). Diese Zone wird aber bald nach aussen scharf abgegrenzt, ihr äusserer Rand wird dichter, während ihre Breite abnimmt (Fig. 1 *i*), und schliesslich ist eine ähnliche Zellabgrenzung wie bei *S. silvaticus* vorhanden (Fig. 1 *j*). Der Schlauchkern liegt während diese Prozesse dicht an der Membran (Fig. 1 *i, j*), der generative Kern ist während der Zellbildung stark abgeplattet, wird aber später rund (Fig. 1 *j*). Die generative Zelle, die anfangs eine sehr charakteristische Form hat (Fig. 1 *i*), rundet sich auch später ab und gelangt in der grossen Schlauchzelle hinein. Sie erscheint ziemlich oft kontrahiert und gleichsam in einer Vakuole liegend. Vermutlich wird die Kontraktion durch die Fixierung hervorgerufen, dass sie nicht früher zu sehen ist beruht vielleicht darauf, dass erst jetzt die anfangs einheitliche Membran gespaltet ist.

Die Bildung der generativen Zelle geht also ziemlich normal vor sich. PIECH dagegen meint, dass die Zelle frei im Zytoplasma gebildet wird. Dies beruht darauf, dass er die erwähnte Platte, die in seinem Material als eine plasmatische Verdichtungszone auftreten soll, nicht die Abgrenzung einer generativen Zelle bilden lässt, sondern dass die Bildung dieser erst viel später durch Anlegung von zwei konzentrischen Membranen mitten in dieser Verdichtungszone und Absonderung einer Vakuole zwischen diesen erfolgt, also in einem Zeitpunkt, wo sich die generative Zelle völlig von der Wand losgemacht hat und kontrahiert erscheint (PIECH 1924 b). JUEL sagt, dass bei *Carex acuta* die Zellbildung so geschieht, dass sich zuerst der generative Kern bildet, dann entsteht eine ringförmige Zone von dichtem Zytoplasma um den Kern, und später entsteht eine Zelle durch Anlegung einer Membran am inneren Rande dieser Zone (JUEL 1900, S. 654). Ähnliche Beobachtungen haben wir vielleicht alle gemacht, ich meinerseits ziehe es jedoch vor, die Zellbildung in einen früheren Zeitpunkt zu verlegen, weil besonders bei *S. silvaticus* die fragliche Zone sich früh scharf und membranartig abzeichnet.

PIECH glaubt, dass bei *S. lacustris* die generative Zelle sich an der äusseren Seite des Pollenkorns bildet. Man kann sie dort zwar bisweilen antreffen, aber neugebildet liegt sie an dem gewöhnlichen Platz und gelangt offenbar erst sekundär an die äussere Seite.

DIE ZAHL DER CHROMOSOMEN.

Es folgt eine Verzeichnis der von mir gefundenen haploiden Chromosomenzahlen. Die Arten sind nach »*Skandinaviens Flora*» geordnet.

Eriophorum.

A. *Vaginata.*
E. vaginatum L. 29

B. *Phyllanthela.*
E. polystachyum L. 29

Scirpus.

A. *Taphrogeton.*
S. silvaticus L. 31
S. radicans SCHKUHR 28

B. *Bulboschoenus.*
S. maritimus L. 52

C. *Schoenoplectus.*
S. lacustris L. 21
S. Tabernaemontani GMEL. 21

D. *Blysmus.*
S. compressus (L.) PERS. 22

E. *Isolepis.*
S. setaceus L. 13

G. *Heleocharis.*
S. palustris L. 19
S. uniglumis LINK 23
S. multicaulis SM. 10

Sämtliche Chromosomenzahlen sind wie ich glaube korrekt, etwas unsicher ist nur *S. maritimus*. Diese Art habe ich mehrere Sommer hindurch fixiert, aber nur wenige gute Kernplatten zu sehen bekommen. Zwei von diesen zeigten ganz bestimmt 52 Chromosomen, ein Paar andere aber nur 50 oder 51, und weil die Chromosomen bei einigen Scirpoideen bisweilen die Neigung haben, in der heterotypischen

Metaphase geteilt aufzutreten, besteht die Möglichkeit, dass eine der anderen Zahlen die richtige ist. Immerhin zeigt Fig. 3 *a—b* einen Kern in einer Embryosackmutterzelle in Diakinese mit 52 Gemini. Fig. 2 zeigt heterotypische Metaphasen von allen untersuchten Arten, Fig. 3 einige Pro- und Metaphasen des Pollenkerns.

Wie man sieht, sind die Chromosomenzahlen der *Scirpus*-Arten

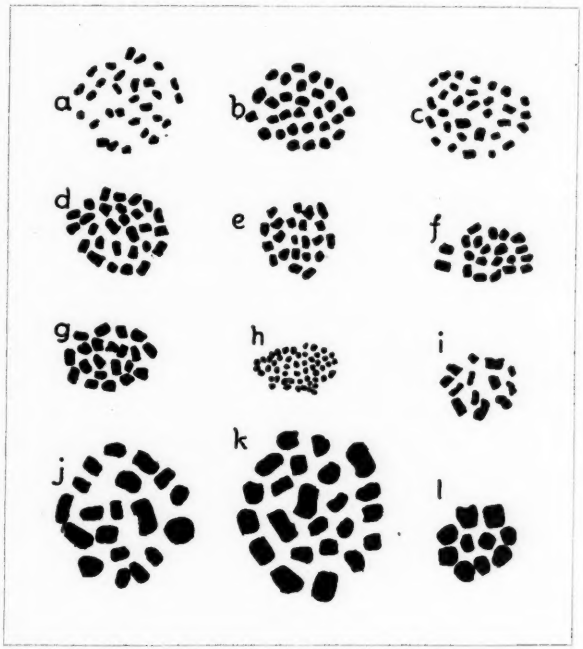


Fig. 2. Heterotypische Metaphase in Pollenmutterzellen von *a Eriophorum vaginatum, b E. polystachyum, c Scirpus silvaticus, d S. radicans, e S. compressus, f S. lacustris, g S. Tabernaemontani, h S. maritimus, i S. setaceus, j S. palustris, k S. uniglumis, l S. multicaulis.* — × 2000.

sehr schwankend. In *zehn* untersuchten Arten habe ich *neun* verschiedene Zahlen gefunden, die sich in keine polyploide Serie ordnen lassen, also dieselben Verhältnisse wie bei *Carex,* nur scheinen die Chromosomenzahlen der *Scirpus*-Arten im allgemeinen niedriger zu sein. Nur die einander sehr nahestehenden Arten *lacustris* und *Tabernaemontani* hatten dieselbe Zahl, während zwei andere eng verwandte Arten, *palustris* und *uniglumis,* verschiedene Zahlen hatten. Die zwei

untersuchten *Eriophorum*-Arten hatten beide, trotzdem sie verschiedenen Gruppen zugerechnet werden, 29 Chromosomen. Weitere Untersuchungen müssen lehren, ob in dieser Gattung andere Zahlenverhältnisse als in *Scirpus* und *Carex* herrschen.

PIECH fand in *S. palustris* nur 8 Chromosomen (PIECH 1924 b) und bildet diese Chromosomen, die, nach einigen Figuren zu urteilen, verschiedene Grösse zu haben scheinen, in mehreren Stadien der Pollenentwicklung ab. Es erscheint also wahrscheinlich, dass die von PIECH untersuchten Pflanzen 8 Chromosomen hatten. Wenn man die Möglichkeit einer Fehlbestimmung oder Verwechselung des Materials ausser Acht lässt, sollte also *Scirpus palustris* in zwei verschiedenchromosomigen Rassen vorkommen. Dies ist zwar nicht einzigartig, hat man doch in der Natur solche Rassen bei mehreren Arten gefunden, z. B. *Valeriana officinalis, Vicia cracca, Silene ciliata, Festuca ovina* und *elatior,* aber immer waren es polyploide Rassen, oder seltener solche die ein Chromosom mehr oder weniger hatten, deren unmittelbares Hervorgehen aus den diploiden Rassen demnach leicht zu verstehen ist. Die Zahlen 8 und 19 können keine nähere Beziehung zueinander haben, die Chromosomenzahlveränderungen, die bei der Artbildung in der Gattung stattfanden, sollten sich also innerhalb einer einzigen Art wiederspiegeln. *S. palustris* ist allerdings eine sehr variable Art. Ich habe leider nur ganz typische Exemplare aus einem einzigen See, Sillhövden im nördlichen Blekinge untersucht.

DIE GRÖSSE DER CHROMOSOMEN.

Wie aus den Figuren hervorgeht, sind die Chromosomen bei den verschiedenen Arten von sehr verschiedener Grösse (vergleiche einerseits *S. palustris* und *uniglumis,* andererseits *maritimus).* Auch sind die Chromosomen desselben Kerns von verschiedener Grösse. In der Regel sind somatische Teilungen in Wurzelspitzen für chromosomenmorphologische Studien das günstigste Material, denn in der Meiosis sind die Chromosomen so kondensiert, dass ihre typischen Formen nicht hervortreten. Nur von *Eriophorum vaginatum* habe ich Wurzeln untersucht; es zeigte sich aber, dass die Chromosomen nur in der Prophase sich gut fixieren lassen. In der Prophase oder Metaphase des Pollenkerns kann man dagegen die Chromosomen gut studieren, sie erscheinen dann als gerade oder, die grössten Chromosomen, als schwach gekrümmte Stäbchen von verschiedener Länge, wobei die kleinsten isodiametrisch sind. V-förmige Chromosomen mit Schenkeln gleicher

oder verschiedener Grösse, Chromosomenformen, die bei anderen Monokotylen häufig sind, kommen hier nicht vor. Die Chromosomen sind denen der *Carex*-Arten ähnlich, nach HEILBORN ist auch die Prophase des Pollenkerns für Chromosomenmessungen das günstigste Stadium.

Die untersuchten *Heleocharis*-Arten fallen durch ihre grosse Chro-

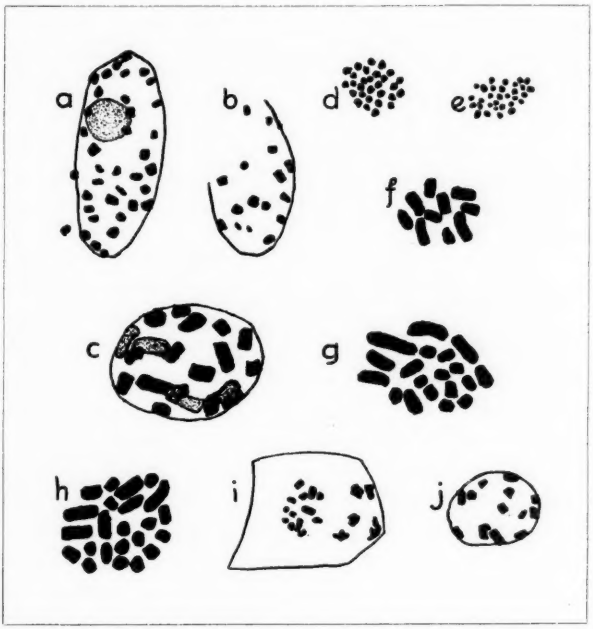


Fig. 3. *a—b* Diakinese in der Embryosackmutterzelle von *S. maritimus*, *c* Prophase in der Pollenzelle von *S. palustris*, *d—i* Metaphase in der Pollenzelle von *d Eriophorum polystachyum*, *e Scirpus silvaticus*, *f S. multicaulis*, *g S. palustris*, *h S. uniglumis*, *i S. setaceus* (die ganze Pollentetrade ist gezeichnet), *j* Prophase in der Pollenzelle von *S. setaceus*. — × 2000.

matinmasse auf, weiter ist der Grössenunterschied der Chromosomen sehr bedeutend. *Palustris* und *uniglumis*, die offenbar nahe verwandt sind, haben sehr ähnliche Chromosomen, *multicaulis* dagegen, systematisch entfernter stehend, hat etwas kleinere Chromosomen, jedoch sind Grössenunterschiede zweifellos (Fig. *f—h*). Bedeutende Unterschiede in der Chromosomengrösse zeigte auch die untersuchte *Isolepis*-Art, aber in den anderen Gruppen waren sie nicht so gross. Von

diesen Arten zeichnet sich *S. maritimus* durch sehr viele und kleine Chromosomen aus, die beinahe den Eindruck erwecken, durch Teilungen grösserer Chromosomen entstanden zu sein. Die Kernplatten der übrigen Arten sind einander sehr ähnlich, die Grössenunterschiede der Chromosomen nicht deutlich aber doch unzweifelhaft vorhanden, wie aus einem Studium der Diakinese wie auch der Teilung des Pollenkerns hervorgeht. Die Chromosomen in den Präparaten von *Eriophorum vaginatum* sind kleiner als die von *E. polystachyum,* die von *Scirpus silvaticus* kleiner als die von *S. radicans;* die Unterschiede sind aber so klein, dass sie, wie ich glaube, nicht typisch, sondern durch Ungleichmässigkeiten in der Behandlung des Materials entstanden sind.

Bei den untersuchten Arten sind also die Chromosomen im gleichen Kern von verschiedener Grösse. Grob kann man bei jeder Art drei Grössenklassen von Chromosomen unterscheiden. Nur ist die Chromatinmenge bei den meisten Arten so gering, dass es unmöglich ist anzugeben, wie viele Chromosomen von jeder Klasse im Kerne vorhanden sind. *Scirpus silvaticus* hat mindestens drei, höchstens fünf Chromosomen, die grösser als die anderen sind (Fig. 2 *c* und 3 *e*). Erst bei den chromatinreicheren Arten sind, was natürlich ist, genauere Beobachtungen möglich. Bei *Scirpus setaceus* sehen wir schon deutlich die drei Chromosomenklassen und wir haben hier, wie es scheint, drei grosse, vier mittelgrosse und sechs kleine Chromosomen (Fig. 2 *i*, 3 *i* und *j*). Wir sehen aber hier, dass eine exakte Bestimmung sehr schwierig ist. Dies beruht darauf, dass die Chromosomen innerhalb jeder Klasse von verschiedener Grösse sind, und wir müssten eigentlich mehr als drei Klassen unterscheiden. Schon zwischen grossen und mittelgrossen Chromosomen ist es schwierig eine Grenze zu ziehen, noch schwieriger aber zwischen mittelgrossen und kleinen. Dies gilt auch für das günstigste Material, nämlich *Scirpus palustris* und *uniglumis.* In der heterotypischen Metaphase allein ist eine solche Bestimmung der Zahl der Chromosomen nach den drei provisorischen Grössenklassen nicht möglich, in der Prophase und Metaphase im Pollenkern tritt aber, wie schon erwähnt, die Chromosomengrösse deutlich hervor (Fig. 3 *g* und *h*). Nach Vergleich zahlreicher Kernteilungsfiguren bin ich zur Auffassung gelangt, dass *palustris* drei grosse — davon ein besonders grosses —, fünf mittelgrosse — davon zwei grössere, drei kleinere —, und elf kleine Chromosomen — zwei Grössenklassen bildend — besitzt. *S. uniglumis* hatte, wie es schien, fünfzehn oder sechszehn kleine Chromosomen, zwischen grossen und mittelgrossen Chromosomen war es sehr schwierig zu unterscheiden, weil die

beiden grösseren von den mittleren Klasse oft gleiche Grösse wie die grossen Chromosomen hatten. Vermutlich haben *uniglumis* und *palustris* ähnliche Chromosomen nur ist die Zahl der kleinen Chromosomen bei der ersteren Art grösser. Dieselben Grössenklassen scheint auch *S. multicaulis* zu besitzen (Fig. 3 *f*).

Bei *Carex*-Arten gibt es nach HEILBORN drei Chromosomenklassen, die sich in der Grösse unterscheiden. Er spricht von *A*-, *B*- und *C*-Chromosomen, ist offenbar auf dieselben Schwierigkeiten wie ich gestossen, als er zu entscheiden versuchte, wie viele Chromosomen zur gleichen Klasse gehören. Er versuchte diesen Schwierigkeiten dadurch zu entgehen, dass er die Chromosomen in der Prophase des Pollenkerns mass. Solche Messungen hat er bei drei Arten ausgeführt. Dass aber auch diese Methode nicht völlig befriedigend ist, zeigt *Carex panicea* (mit einem haploiden Chromosomensatz, der nach den Abbildungen dem von *Scirpus palustris* gleicht). Diese Art hat 16 Chromosomen, davon 3 *A*, 2 *B* und 11 *C*. Man kann aber nach HEILBORN die Zahl der *B*-Chromosomen erst nach Messungen feststellen, denn »it is difficult from a mere inspection of the slides to determine, whether there are one, two ore perhaps more *B*-chromosomes and whether or not the *C*-class is composed of only one sort of chromosomes» (l. c., S. 145—6). Wenn wir aber die Messungsergebnisse der Chromosomen von 24 Kernen in der Tabelle betrachten und dann die mittlere Grösse des kleinsten der beiden zu *B* gestellten Chromosomen berechnen, finden wir diese gleich 82, die des *grössten C*-Chromosoms gleich 73, die des *kleinsten C*-Chromosoms gleich 48, der Unterschied in den beiden Fällen ist bzw. 9 und 25. Ich kann daher nicht finden, dass uns diese Messungen weiter gebracht haben. Wie bei *Scirpus* ist die Zahl der Grössenklassen und die Zahl der Chromosomen jeder Grössenklasse sehr schwierig festzustellen.

Von der Chromatinmenge abgesehen, die, wenn sie gross ist, einen vorhandenen Unterschied in der Chromosomengrösse deutlicher hervortreten lässt, sind jedoch die Unterschiede bei gewissen Arten, wie schon angedeutet, gering, so bei *S. lacustris, Tabernaemontani* und *compressus* (Fig. 2 *e—g*). Es muss hier unentschieden bleiben, ob bei diesen Arten gewisse Chromosomen völlig fehlen, was ich als wenig wahrscheinlich betrachte, ob die grössten Chromosomen geteilt sind, was ich auch nicht glaube, oder ob vielleicht — am ehesten — dieselben Chromosomenklassen vorhanden sind, die Grössenunterschiede zwischen ihnen aber wenig hervortreten.

Wie also aus den obigen Ausführungen hervorgeht, haben ver-

schiedene *Scirpus*-Arten einen Chromosomensatz (»Idiogramm») von verschiedenem Aussehen. Die Unterschiede beziehen sich auf Chromatinmenge, Grad der Grössenunterschiede der Chromosomen und Zahl der Chromosomen. Sind die verschiedenen Gruppen je durch einen charakteristischen Chromosomensatz gekennzeichnet? Man müsste natürlich eine weit grössere Anzahl von Arten untersuchen um diese Frage definitiv beantworten zu können. Aber die bisherigen Untersuchungen deuten teilweise auf Verschiedenheiten zwischen den Gruppen. So hat *Heleocharis* eine grosse Chromatinmasse, weit grösser als bei irgendeiner der anderen Arten, und auch die Unterschiede zwischen den Chromosomenklassen sind gross. Das letztere war auch bei *Isolepis,* wo die Chromatinmasse mittelgross ist, der Fall, nicht aber bei den anderen Arten. Erwähnt sei, dass ich eine andere *Isolepis,* nämlich *S. gracilis* KOCH, die in den hiesigen Gewächshäusern gezogen wird, untersucht habe. Ich konnte ihre Chromosomenzahl nicht bestimmen — sie war gross, höher als dreissig — aber auch hier fand ich grosse Unterschiede in der Grösse zwischen den Chromosomen. *Heleocharis* und *Isolepis* sind ja oft zum Range selbstständiger Gattungen erhoben worden. In beiden kommen offenbar sehr verschiedene Chromosomen*zahlen* vor. Die Chromosomensätze der anderen untersuchten Arten sind einander ziemlich ähnlich und den soeben erwähnten verschieden. Die Gruppen, denen sie angehörten, fasst man oft als eine Untergattung *Eu-Scirpus* zusammen. Die beiden *Eriophorum*-Arten hatten auch ähnliche Kernplatten. *S. maritimus* ist jedoch, wie früher erwähnt, abweichend. Arten mit stärker verschiedenen Chromosomenzahlen wurden hier in derselben Gruppe nicht gefunden.

Nach HEILBORN haben *Carex*-Arten, die derselben Sektion angehören, ungefähr dieselbe Chromosomenzahl. Seine Untersuchung kränkelt an demselben Fehler wie die meinige, dass zu wenige Arten derselben Sektion untersucht wurden. In einigen *Carex*-Sektionen kam jedoch eine starke Variation vor, wahrscheinlich verhalten sich also bei beiden Gattungen verschiedene Sektionen verschieden. In bezug auf die Chromatinmenge sagt er, dass er dazu neigt, »to regard the small differences in cell size that are found as dependant on specific genes which may influence not only the size of the cells and nuclei, but also the chromatin production within the nuclei» (l. c., S. 138). Vielleicht mag dies für *Carex* gelten — die beiden untersuchten *Panicae*-Arten hatten doch »*Heleocharis*-ähnliche» Kerne, die drei *Montanae* nach den Figuren grosse Chromosomenunterschiede — andere Gattungen verhalten sich nicht so. HEITZ teilt vorläufig mit, dass bei *Cyclamen*

ein deutlicher Parallelismus zwischen Chromosomengrösse und systematischer Stellung der Arten zu finden ist (HEITZ 1926, S. 653). Dabei sollen nach den bisherigen Untersuchungen die grosschromosomigen Arten in kälteren, die kleinchromosomigen in wärmeren Klimaten zu Hause sein.

Über die Grösse der Zellen der Scirpoideen habe ich wenig mitzuteilen. Verschiedene Arten zeigen verschiedene Grösse der Pollenmutterzellen und Kerne, aber infolge der nicht isodiametrischen, etwas variablen Form der Pollenmutterzellen konnte ich ihr Volumen nicht bestimmen. Sie folgt aber nicht der Chromosomenzahl, wenn man Arten verschiedener Gruppen vergleicht. Bei *Scirpus maritimus* sind die Pollenmutterzellen viel kleiner als bei den *Heleocharis*-Arten, ja kleiner als bei den meisten Arten. *Isolepis* hat sehr kleine Pollenmutterzellen. Eine Parallelität zwischen Chromatinmenge und Grösse der Art kommt nicht vor.

DIE ENTSTEHUNG DER VERSCHIEDENEN CHROMOSOMENZAHLEN.

Es begegnet erhebliche Schwierigkeiten sich eine Auffassung darüber zu bilden, wie die Änderungen der Chromosomenzahl bei der Artbildung in *Scirpus* erfolgte. Wie polyploide Arten und Rassen gebildet werden können, wissen wir seit den Entdeckungen mehrerer Fälle von Chromosomenverdoppelung nach Artkreuzungen und seit dem Studium in der Kultur hervorgegangener polyploider Chromosomenmutanten bei *Oenothera, Datura* u. a. HEILBORN zeigte aber, dass von *Carex* keine polyploide Arten vorkommen, und seine Ausführungen können auch für *Scirpus* gelten.

Um in diesen Fragen Klarheit zu gewinnen ist es am besten, die Chromosomen zweier unzweifelhaft nahe verwandter Arten zu vergleichen. *S. lacustris* und *Tabernaemontani* sind zwei solche, haben aber dieselbe Zahl. *S. palustris* und *uniglumis* zwei andere; wird doch die letztgenannte von ASCHERSON und GRAEBNER nur als Unterart zu *palustris* gestellt. Die beiden Arten haben verschiedene Zahlen, und zwar hat bei *uniglumis* eine Vermehrung der kleinen Chromosomen stattgefunden. Treten also einige der grossen *palustris*-Chromosomen quergeteilt auf? Ich glaube nicht, denn eine entsprechende Verminderung der Zahl der grossen und mittleren Chromosomen wurde nicht beobachtet.

Möglich ist aber, dass in der Gattung Querteilungen stattgefunden

haben (vgl. die geringe Chromosomen- und Zellgrösse bei *maritimus*), nur weiss man darüber nichts. Fälle von unzweifelhaften Querteilungen wie auch von Verschmelzungen von Chromosomen sind aus der neuesten Literatur bekannt. In einigen Pflanzen von *Crepis tectorum* war das eine *D*-Chromosom in zwei geteilt, ein kleines drabantenführendes und ein grosses Stück (NAWASCHIN 1926). Leider wissen wir nichts über das Schicksal dieser Chromosomen bei der Reduktionsteilung. Beide Stücke waren mit Einschnürungen für Spindelfasern versehen, es hatte sich also am Ende des längeren Stückes ein neuer Faseranschluss gebildet. NEWTON hat die Chromosomen der Tulpen untersucht (NEWTON 1926). Wenn man von einigen polyploiden Formen absieht, haben die meisten 12 Chromosomen haploid. Eine einzige Art, *Tulipa galatea,* hatte eine andere Zahl, nämlich 16, vier von diesen waren aber sehr klein, von einer Grösse die bei keiner anderen Art vorkommt, und sind also höchst wahrscheinlich von grösseren Chromosomen abgeschieden worden.

Ein Vergleich der Chromosomen von *palustris* und *uniglumis* macht es eher wahrscheinlich, dass eine Duplizierung ganzer Chromosomen geschah. Wie einleitend erwähnt sucht HEILBORN zu zeigen, dass die Chromosomenzahländerungen bei *Carex* in dieser Weise vor sich gegangen sind. Unsere Erfahrungen über tri- und tetrasomische Mutanten sprechen aber, wie mehrere Forscher hervorgehoben haben, bisher nicht dafür, dass neue Arten in dieser Weise gebildet werden. Zeigen sich doch die tetrasomischen Formen als stark steril, wenig vital und die Chromosomenzahl wird im Abkommen nicht konstant (siehe HÅKANSSON 1926, HEITZ 1927). Trotzdem ist man wohl noch berechtigt, non-disjunction-Prozesse als Erklärungsgrund der aberranten Zahlen in einer polyploiden Zahlenreihe anzunehmen, denn trisomische Mutanten sind bisher nur bei *Datura, Oenothera, Nicotiana* und *Matthiola* studiert, Gattungen, von denen in der Natur keine aberranten Arten gefunden wurden, was auf den erwähnten Eigenschaften der fraglichen Mutanten beruhen kann. Interessanter in bezug auf die Artenbildung wäre ein eingehendes Studium solcher Formen in Gattungen mit aberranten Arten. NAWASCHIN hat jetzt einige in *Crepis capillaris, tectorum* und *Dioscoridis* gefunden (l. c., S. 189 ff.), und man darf die Resultate seiner Untersuchungen abwarten.

Jedenfalls erscheint es unwahrscheinlich, dass durch Häufung solcher non-disjunction-Prozesse in *Heleocharis* die Chromosomenzahl von 10 (oder 8) auf 23 erhöht wurde, da der Kern schon beim Hinzufügung eines Chromosoms unbalanziert wird. Um sagen zu können,

dass ein bestimmtes Chromosom verdoppelt wurde, müsste man die verschiedenen Chromosomen an ihrer Form oder Grösse identifizieren können. In *Crepis* kann man dies tun, hier sind ja nicht viele Chromosomen vorhanden. NAWASCHIN verneint, dass hier die fraglichen Prozesse bei der Artbildung eine Rolle gespielt haben. Die vierchromosomigen Arten zeichnen sich gegenüber den dreichromosomigen durch den Besitz eines ganz neuen Chromosoms aus, ebenso haben die fünfchromosomigen neue Chromosomen (NAWASCHIN 1925). Artkreuzungen dürften nach diesem Forscher eher eine Erklärung der Chromosomenvariabilität in *Crepis* geben können.

So muss man wohl bis auf weiteres als das wahrscheinlichste annehmen, dass die verschiedenchromosomigen Formen von *Heleocharis* durch Artkreuzungen entstanden sind. Mehrere Artbastarden sind in der floristischen Literatur beschrieben. So erwähnt »*Skandinaviens Flora*» zwei solche innerhalb der Gruppe *Heleocharis*, beide mit einem ziemlich hohen Prozent wohlentwickelter Früchte. Dass bei Krezung konstante Formen mit neuen Chromosomenzahlen entstehen können ist bekannt. So bekam CLAUSEN (1926) bei Kreuzung zweier 17-chromosomiger Rassen von *Viola arvensis* eine neue, konstante *tricolor*-ähnliche Form mit 16 Chromosomen. Daneben haben wohl in der Gattung *Scirpus* Querteilungen stattgefunden. Aber wir haben jetzt die ersten Mitteilungen über Veränderung der Form der Chromosomen bei Artkreuzungen (NAWASCHIN 1927). Der Drabant des *D*-Chromosoms einiger *Crepis*-Arten geht in mehreren Artbastarden und ihren Abkommen verloren, wie auch der eine Arm des *A*-Chromosoms von *C. capillaris* verkürzt wurde. Einige Forscher (so DELAUNAY 1926) sind der Ansicht, dass die Grösse der Chromosomen während der Phylogenie allmählich verändert werde, und sehen in diesen Veränderungen die wichtigste Ursache der Artentwicklung. Diese Schlussfolgerungen gründen sie auf vergleichende Messungen oder Beobachtungen an den Arten einer Gattung. Wenn aber schon bei einer Artkreuzung die Chromosomen verändert werden, können wir keine Schlüsse auf die Geschwindigkeit der Längenveränderungsprozesse ziehen.

Lund, Botanisches Institut, im November 1927.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ASCHERSON, P. u. GRAEBNER, P. 1902—1904. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, II: 2. Leipzig.
2. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. Hereditas VIII.
3. DELAUNAY, L. N. 1926. Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anatomie 4.
4. HEILBORN, O. 1924. Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. Hereditas V.
5. HEITZ, E. 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. f. Botanik 18.
6. — 1927. Chromosomen und Gestalt bei *Antirrhinum* und verwandten Gattungen. Planta 4.
7. HOLMBERG, OTTO R. 1926. Skandinaviens Flora. Häfte 2. Stockholm.
8. HÅKANSSON, A. 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Lunds Univer. Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 18, Nr. 7.
9. — 1926. Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. Ebenda, Bd. 21, Nr. 10.
10. JUEL, H. O. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik 35.
11. NAWASCHIN, M. 1925. Morphologische Kernstudien der *Crepis* in bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anatomie 2.
12. — 1926. Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. Ebenda 4.
13. — 1927. Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. Ebenda 6.
14. NEWTON, W. C. F. 1926. Chromosome studies in *Tulipa* and some related Genera. Journ. Linn. Soc., Botany, vol. 47.
15. PIECH, K. 1924 a. Zur Entwicklung der Pollenkörner bei *Scirpus lacustris* L. Bull. acad. polon. d. sc., ser B. sc. nat.
16. — 1924 b. Über die Teilung des primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei *Scirpus paluster* L. Ebenda.

A PERICLINAL TOMATO-POTATO CHIMÆRA

BY *C. A. JØRGENSEN*
LYNGBY, DENMARK

THE periclinal chimæras are interesting in many ways. They are of importance in proving to us that the two components keep their genotypical qualities unchanged in spite of their close connection. Thus *Cytisus Adami,* in which *C. vulgaris* and *C. purpureus* have been joined for a century, is still throwing sports which are absolutely true to the pure species. Also to the student of plant morphology and anatomy the chimæras are valuable in enabling him to attack in an exact way many hitherto unsolved problems.

H. WINKLER, the founder of the experimental study of chimæras, has on several occasions called attention to these facts and has also pointed out, that the chimæras may become of importance to the practical plant breeder. By using his grafting method we should be able to cover some of our crop plants by a skin of related species, thus protecting them against insects and fungi. WINKLER says (1914, p. 20): »Es erwächst also der Chimärenforschung die Aufgabe, für Kartoffel, Tabak, Tomate und andere Nutzpflanzen nach Chimärenpartnern zu suchen, die sie gegen ihre pilzlichen Feinde, gegen Blattläuse u. s. w. mehr oder weniger schützen».

Evidence concerning these problems are to be found in the papers of FISCHER (1912), SAHLI (1913, 1916) and KLEBAHN (1918). The former two authors have studied the behaviour of the *Cratægo-Mespilus* chimæras to certain rust fungi and the latter has worked on WINKLER'S *Solanum* material, infecting the chimæras by fungi parasitic to the tomato.

The fungi used for infection by FISCHER and Miss SAHLI were *Gymnosporangium confusum* and *G. clavariæforme.* Both species are commonly found on *Crataegus, G. confusum* occurring but rarely on *Mespilus germanica,* which is quite immune to *G. clavariæforme.*

The structure of the two chimæras of *Crataegus* and *Mespilus, Crataegomespilus Asnieresii* and *Crm. Dardari* as well as their behaviour to the fungi according to FISCHER and SAHLI are shown in table 1.

TABLE 1.

Plant	Structure	Behaviour to *G. confusum*	Behaviour to *G. clavariæforme*
Cr. oxyacantha	—	Severely infected	Severely infected
Crataegomespilus Asnieresii	Interior of *Crataegus*, covered by a one-layered skin of *Mespilus*	Infections are easily carried out	Slight infections, but the fungus is possibly not able to produce spores
Crataegomespilus Dardari	Interior of *Crataegus*, covered by a two-layered skin of *Mespilus*	Infections succeed, although with some difficulty	No infection
M. germanica	—	Resistant, but not quite immune	Quite immune

KLEBAHN used for his experiments the original *Solanum* chimæras of WINKLER and made infections with the fungi *Septoria lycopersici* and *Cladosporium fulvum*, both of which are common parasites to the tomato. Due to difficulties in establishing the proper conditions for infection the latter of these fungi did not give conclusive results. The behaviour of the chimæras to the *Septoria* infections is seen in table 2.

The most interesting parts of the tables are the *G. clavariæforme* series in Table 1 and the upper part of Table 2, showing the behaviour of *S. Koelreuterianum* and *S. Gaertnerianum* to the *Septoria*. We are in both cases dealing with a fungus parasitic to the interior of the chimæra, but unable to infect the species contributing the skin. It is evident from the tables that a one-layered skin of an immune species does not or only to a slight degree protect the interior from being attacked by the fungus, but that a two-layered skin makes the chimæras immune or highly resistant. Also in the case of *G. confusum* (Table 1) a slight protective influence of the skin is seen (in *Crataegomespilus Dardari)* although the *Mespilus* constituting it is not quite immune to the fungus.

These facts give us reason to believe that our crop plants, if protected by a one-layered or better a two-layered skin of immune varieties or of related, immune species, would become highly resistant to

TABLE 2.

Plant	Structure	Behaviour to *Septoria Lycopersici*
S. Lycopersicum	—	Severely infected
S. Koelreuterianum	Interior of tomato covered by a one-layered *nigrum* skin	Severely infected
S. Gaertnerianum	Interior of tomato in a two-layered *nigrum* skin	None or a very slight infection
S. proteus	Interior of *nigrum* in a two-layered tomato skin	Severely infected
S. tübingense	Interior of *nigrum* in a one-layered tomato skin	Infection takes place, but does not cause any destruction of the tissue
S. nigrum	—	Quite immune

their parasitic fungi. It is worth noticing that both of the above fungi enter their hosts by the way of the stomata and that the protection might be even more effective in the case of fungi entering the tissue directly through the epidermal cells.

The above is of course only to be applied to cultivated plants, which are propagated vegetatively, by cuttings, bulbs or tubers. It is well known that the chimæras do not come true from the seeds, but always reproduce the type forming the second layer in the plants. In my experiments to make a practical use of our knowledge in the formation and behaviour of the chimæras I therefore selected the potato as the most favorable plant. It is always grown from tubers and is in most countries subject to severe attacks of late blight, caused by the fungus *Phytophthora infestans.* A chimæra having a potato interior and a skin of another *Solanum* species immune or highly resistant to this fungus, would probably stand much better to the attacks of late blight than our usual potato varieties do. And if once established such a chimæra could be propagated indefinitely by the tubers, the

eyes of which would always have the chimærical structure. — In all my experiments the tomato has been used as partner to the potato. The tomato has many advantages; it is resistant to *Phytophthora infestans,* usually only the fruits getting diseased; it has a large area of leaves approaching those of the potato in shape and their power of assimilation would probably make the formation of large crops of tubers possible.

The experiments carried out to obtain chimæras of potatoes and tomatoes were rendered very difficult by the poor regeneration power of the potato. It differs in this respect very much from the tomato, which produces an abundance of callus and adventitious shoots from decapitated seedlings as well as from cuttings.

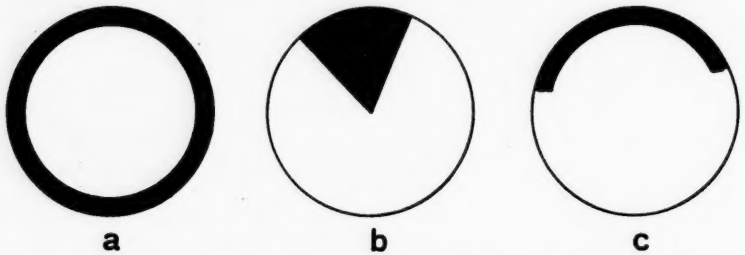


Fig. 1. Cross sections of the different types of chimæras; a) periclinal; b) sectorial; c) mericlinal.

In my first experiments (in 1925) etiolated shoots from potato tubers kept in the dark were cleft grafted on tomato seedlings and after union had taken place the plants were decapitated (WINKLER's method). The experiments, in which 80—90 plants were used, did not give any result. It was impossible to force the potato tissue to make any growth at all. For the experiments carried out the following year I therefore used potato seedlings. They were of the varieties »Alma» and »Wohltmann». The tomatoes were »Danish Export». About 200 cross graftings were made and this time the potato tissue contributed to the formation of the adventitious shoots, although only to a very limited extent, and two chimæras were obtained.

The use of potato seedlings in the experiments however made their practical aspects illusory. Our potato varieties have been subject to a continuous intercrossing and are highly heterozygous. The seedlings therefore exhibit a wide range of variation and the majority of the types are useless to the practical plant breeder. In addition the two chimæras obtained were not of the desired type with a potato

interior covered by tomato skin, but rather the opposite combination, both having a tomato interior and a one-layered skin of potato.

Although I have not been able to realize my original plan, the experiments however prove that it is possible to raise chimæras in which the potato is a partner. I hope to get the desired plants from other experiments, in which a somewhat different method is used. The above chimæras are not likely to be obtained again and partly for this reason, partly because they both succumbed in the winter of 1926—27, I want to give a short description of the plants in the following pages.

Fig. 2. The chimæra 8^1 in a young stage. Note the different types of leaves corresponding to the mericlinal structure of the shoot.

Both of the chimæras to be described here came from tomato stocks on which shoots had been grafted and were picked out among a great many adventitious shoots which were pure tomatoes. The two shoots differing from the others were much alike when young, both constituting the type for which I have on an earlier occasion (JØRGENSEN and CRANE 1927: 256—57) proposed the term *mericlinal*.

The schemes in Fig. 1, being cross sections of the stems, show us the types of chimæras to be distinguished. Fig. 1 a is the periclinal type, 1 b the sectorial, and 1 c the mericlinal. In the usual terminology the latter two types are both called sectorial, but this is not correct. The true sectorial chimæras (Fig. 1 b) differ sharply from those called mericlinal here, the mericlinals being really incomplete periclinals. The majority of the chimæras described in the literature as sectorials are mericlinals according to this terminology, the latest example being probably the apple chimæra of DAHLGREN (DAHLGREN 1927).

The one of the chimæras first obtained (8^1) is shown in the photograph in Fig. 2. The shoot is still very young. Its meri-

clinal structure is easily seen. In cross section the stem is similar to Fig. 1 c, white indicating the tomato and black the potato. The leaves are of different types. The leaf numbered 1 is very incomplete and has only two leaflets. It is however periclinal, the tomato interior being covered by a skin of potato. The potato epidermis is easily distinguished by its whitish, curved hairs. The following leaf (2) is mericlinal, the left side being tomato tissue throughout, the right having potato tissue outside. The third leaf is also mericlinal, but not quite unfolded yet.

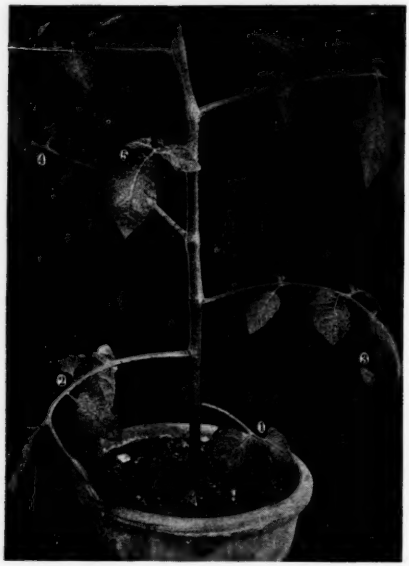


Fig. 3. The chimæra 8^1 in an older stage. The leaves are numbered as in Fig. 2. Leaf 1 is periclinal, 2 and 3 are mericlinal, 4 pure tomato and 5 again periclinal; above this leaf the plant grew to pure tomato.

In Fig. 3 the grown up plant is shown. The dark stripe on the front side of the stem is potato tissue, running from the basis to the fifth leaf. The leaves are numbered as in Fig. 3 and we are now able to understand why some leaves are mericlinal, others periclinal and others again typical to the tomato. The leaves 2 and 3 are mericlinal because they are inserted in the parts of the stem where the two tissues fuse; the part being into the potato side has consequently a skin of potato and the part to the tomato side is pure tomato. The periclinal leaves (1 and 5) take their origin from the parts of the stem having a potato skin and those at the tomato parts (e. g. 4) are pure tomato. The potato skin of the lower leaves (1, 2, 3) is only one-layered, but the fifth leaf has probably two layers of potato outside the tomato. Above this leaf the plant grew into pure tomato. It was therefore cut down to make the development of axillary buds possible; before this had happened the plant however died.

The young shoot constituting the second chimæra (8^2) is shown in Fig. 4. It has also a definite mericlinal structure. The oldest and fully unfolded leaf has a skin of potato (note the white, curved hairs)

and differ also in shape from the normal leaves of »Danish Export». The following leaf is very young, but seems to be tomato throughout, the skin having the yellowish, glandular hairs of this species. In the next figure (Fig. 5) the shoot is seen in a later stage of development. The lowest leaf is turned frontwards, and the leaf still unfolded in Fig. 4 is the second (to the right). It is a typical tomato leaf. The third and all the following leaves are identical to the first and have potato tissue outside the tomato core. The potato skin is evidently only one layer in thickness, the chimæra being comparable to WINKLER's *S. Koelreuterianum* and to *S. Lycopersicum-luteum*$_1$ (JØRGENSEN and CRANE). It should consequently be designated as *S. Lycopersicum-tuberosum*$_1$. The differences in shape between the chimærical leaves and the typical tomato leaf are best seen by comparing the second leaf on the plant in Fig. 5 with the others. The periclinal leaves have fewer leaflets, the dentation is less marked and the leaflets are comparatively broad. Variegated patches occur occasionally.

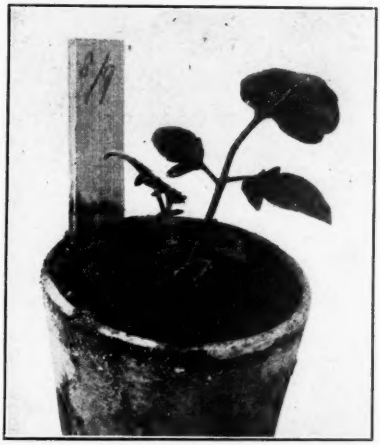


Fig. 4. The adventitious shoot which developed into the periclinal chimæra 8², being tomato covered by a one-layered potato skin.

The types of hairs found on the upper surface of the leaves of the tomato, the potato and the chimæra are shown in Fig. 7. In the parent species two types occur, long ones and small glandular ones. The long hairs of the tomato (Fig. 7 a) are usually erect and have a prominent and sometimes multicellular basis. The glandular hairs have a four-celled head. The potato (Fig. 7 b) has also long hairs, but they are always curved, whitish and easy to distinguish from those of the tomato. The glandular hairs are short and the cells of the head arranged in a way different from that found in the tomato. The hairs of the potato skin of the chimæra (Fig. 7 c) are quite like those found in the potato itself.

During the autumn of 1926 the chimæra grew into a vigorous and well looking plant (Fig. 6). An abortive inflorescence developed

Fig. 5. The chimæra 8^2 at a later stage. Note the tomato leaf to the lower right.

Fig. 6. The periclinal tomato-potato chimæra 8^2. The tomato type of raminification is seen.

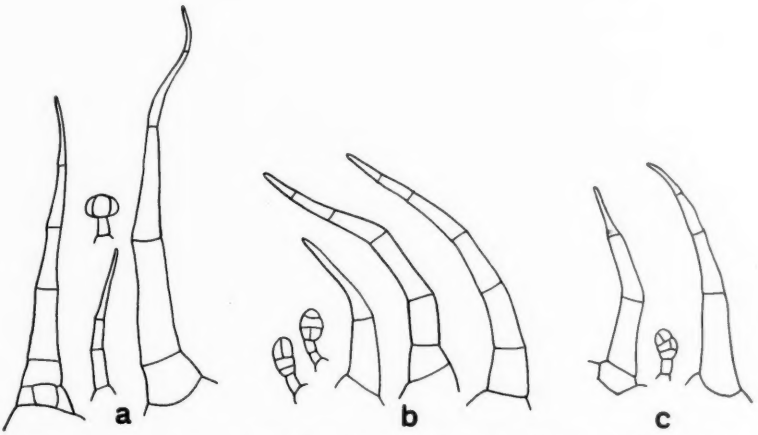


Fig. 7. Hairs from the upper leaf surface of tomato (a), potato (b), and the periclinal chimæra (c). (× 80).

and strong axial shoots appeared just as in the tomato. Later in the autumn the plant however began to look sickly. The top and the strong side shoot seen in Fig. 6 were then removed and attempts to root them made, but without success. They both died as did also the original plant. I have thus not seen it in flower.

Lyngby, Oct. 21, 1927.

LITERATURE CITED.

1. DAHLGREN, K. V. O. 1927. Eine Sektorialchimäre vom Apfel. Hereditas, vol. IX: 335 (Festskrift för W. JOHANNSEN 19 3/2 27).
2. FISCHER, ED. 1912. Beiträge zur Biologie der Uredineen. Mykol. Zentralbl., vol. I: 195.
3. JØRGENSEN, C. A. and CRANE, M. B. 1927. Formation and morphology of *Solanum* chimæras. — Journ. of Genetics, vol. XVIII: 247.
4. KLEBAHN, H. 1918. Impfversuche mit Pfropfbastarden. — Flora, vol. 111—12: 418.
5. SAHLI, G. 1913. Die Empfänglichkeit von Pomaceen-Bastarden und -Chimären für Gymnosporangien. Mykol. Zentralbl. vol. III: 10.
6. — 1916. Die Empfänglichkeit von Pomaceen-Bastarden, -Chimären und intermediären Formen für Gymnosporangien. — Centralbl. für Bakteriologie. 2 Abt., vol. XLV: 264.

7. WINKLER, H. 1907. Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. — Ber. deutsch. bot. Ges., vol. XXV: 568.
8. — 1910. Ueber das Wesen der Pfropfbastarde. — Ber. deutsch. bot. Ges., vol. XXVIII: 116.
9. — 1914. Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzungsber. d. Phys.-Med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1913: 1.

ZWEITE MITTEILUNG ÜBER EINEN FALL VON KOPPELUNG UND FREIER KOMBINATION BEI ERBSEN

VON *C. HAMMARLUND*
SVALÖF, SCHWEDEN

IN einer kurzen vorläufigen Mitteilung (HAMMARLUND 1923) habe ich über einige interessante Erbsenkreuzungen berichtet. Auf einer Pflanze mit weissen Blüten und gelben Hülsen wurden Bestäubungen mit Pollen von zwei Schwesterpflanzen mit violetten Blüten und grünen Hülsen ausgeführt. Eine dieser Kreuzungen (A) zeigte in F_2 eine regelmässige Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1.

	Violette Blüten, grüne Hülsen	Violette Blüten, gelbe Hülsen	Weisse Blüten, grüne Hülsen	Weisse Blüten, gelbe Hülsen
Gefunden (A)	194	60	58	20
Berechnet nach 9 : 3 : 3 : 1	186,75	62,25	62,25	20,75
$m_{abs.}$	± 9,04	± 7,11	± 7,11	± 4,41
$D/m_{abs.}$	+ 0,8	— 0,3	— 0,6	— 0,2

Die zweite Kreuzung (B) wie ihre reziproke (C) zeigten in F_2 eine Koppelung mit einem Gametenverhältnis, das wahrscheinlich 63 : 1 : 1 : 63 war, was folgende Werte zu zeigen schienen.

	Violette Blüten, grüne Hülsen	Violette Blüten, gelbe Hülsen	Weisse Blüten, grüne Hülsen	Weisse Blüten, gelbe Hülsen
Gefunden (B)	226	2	4	83
Berechnet	233,8	2,5	2,5	76,3
$m_{abs.}$	± 7,76	± 1,56	± 1,56	± 7,61
$D/m_{abs.}$	— 1,0	— 0,3	+ 1,0	+ 0,9
Gefunden (C)	201	3	4	70
Berechnet	206,3	2,2	2,2	67,33
$m_{abs.}$	± 7,29	± 1,47	± 1,47	± 7,14
$D/m_{abs.}$	— 0,7	+ 0,5	+ 1,2	+ 0,4

Die Resultate sind also sehr eigentümlich und bieten viele Möglichkeiten zu hypothetischen Spekulationen — was Zitate meiner vorläufigen Mitteilung zeigen — aber auch zu fortgesetzter Arbeit. Selbst habe ich den letzteren Weg eingeschlagen und dabei vorläufig folgende Ziele aufgestellt: 1. Genaue Feststellung des Koppelungsgrades, 2. Feststellung der Frequenz zwischen Koppelung und freier Kombination durch Kreuzung der weissblütigen, gelbhülsigen Erbse mit einer grösseren Anzahl violettblütiger, grünhülsiger Sorten, 3. Feststellung des genetischen Unterschiedes zwischen den beiden violettblütigen, grünhülsigen Pflanzen, von denen die eine in oben genannter Kreuzung A, die andere in den Kreuzungen B und C verwendet wurde. Zwar sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen, da sich aber schon jetzt aus den Resultaten der letzten Jahre wichtige Schlüsse ziehen lassen, finde ich es berechtigt eine zweite Mitteilung zu veröffentlichen.

I. FESTSTELLUNG DES KOPPELUNGSGRADES DURCH RÜCKKREUZUNGEN.

In oben genannter Arbeit (HAMMARLUND 1923) habe ich in dem Gametenverhältnisse n : 1 : 1 : n angenommen, dass n wahrscheinlich 63 sei. Die eben mitgeteilten Werte für $D/m_{abs.}$ widersprechen keineswegs einer solchen Annahme. Auch andere Forscher (z. B. BATESON 1926) sind der Ansicht, dass »a clear 63 : 1 linkage» vorliegt. Die Zahlen sind aber ziemlich klein. Ausserdem können auch andere Werte für n eine zufriedenstellende Übereinstimmung mit den gefundenen Verhältnissen geben, weshalb der Koppelungsgrad durch die in F_2 erhaltenen Resultate nicht als sicher anzusehen ist und einer strengeren Kritik kaum standhält. Deshalb habe ich durch Rückkreuzungen eine genauere Bestimmung durchgeführt. Im Sommer 1921 wurden mehr als 600, 1922 mehr als 1500 und 1923 etwa 1000 Blüten von weissblütigen, gelbhülsigen Pflanzen mit heterozygotisch violettblütigen, grünhülsigen bestäubt. Durch ungünstige Witterungsverhältnisse wurde aber die Arbeit der zwei ersten Jahre zunichte. Im Sommer 1923 erhielt ich jedoch 878 reife Hülsen mit 4081 Samen. Viele dieser Samen waren aber sehr schlecht entwickelt, oder von Insekten und Parasitpilzen beschädigt, sodass die Anzahl keimfähiger Samen eine bedeutend geringere war. Eine kleinere Anzahl Keimpflanzen und jüngere Pflanzen gingen auch aus verschiedenen Ursachen zugrunde, sodass die schliesslich übriggebliebenen Pflanzen, die ich nach Aussaat

der 4081 Samen im Sommer 1924 erhielt, nur 1790 betrugen, also etwa 44 % der ausgesäeten Samen.

Wie gesagt wurde das Material im Frühjahr 1924 ausgesäet. Um möglichst kritisch arbeiten zu können, wurden die Samen jeder der 878 Hülsen für sich als Einzelparzellen ausgesäet und je für sich protokolliert. In Tabelle 1, wo die Resultate dieser Untersuchung zusammengestellt sind, ist es jedoch nicht möglich alle diese Parzellen einzeln mitzuteilen, sondern hier sind alle verschiedenen mit Buchstaben bezeichneten Einzelparzellen, die aus Kreuzungen einer einzigen Mutterpflanze mit einer bestimmten Vaterpflanze stammen, als Sammelparzellen vereint. So umfasst in der Tabelle z. B. Parz. 8002—24 im Protokoll 7 mit den Buchstaben a—g bezeichnete Kleinparzellen, deren Anzahl man aus der zweiten Kolonne »Anzahl Hülsen» (d. h. im vorigen Jahr nach identischer Rückkreuzung erhaltene Hülsen) entnehmen kann. Dieses detailierte Protokoll ist nötig, um eventuell misslungene Rückkreuzungen, d. h. zu spät kastrierte Blüten die schon selbstbestäubt waren, entdecken zu können. Wir wollen nun die erhaltenen Resultate beurteilen.

Die erhaltenen Spaltungszahlen der 167 Sammelparzellen, d. h. 878 Kleinparzellen ergeben, wie aus der Tabelle hervorgeht, die folgende Spaltung 869 : 14 : 16 : 891. Aus diesen Zahlen erhält man einen »crossing over» Prozent von 1,676. Dies entspricht einem Gametenverhältnis von $62{,}93 : 1{,}07 : 1{,}07 : 62{,}93$, oder in ganzen Zahlen ausgedrückt 63 : 1 : 1 : 63. Wenn die gefundene Spaltung nach diesem Verhältnis berechnet wird, bekommt man folgende Werte.

	Violette Blüten, grüne Hülsen		Violette Blüten, gelbe Hülsen		Weisse Blüten, grüne Hülsen		Weisse Blüten, gelbe Hülsen
Gefunden	869	:	14	:	16	:	891
Berechnet nach 63 : 1 : 1 : 63	881,02	:	13,98	:	13,98	:	881,02
Diff.	— 12,02		+ 0,02		+ 2,02		+ 9,98
$m_{abs.}$	± 21,15		± 3,72		± 3,72		± 21,15
Diff./$m_{abs.}$	— 0,57		+ 0,005		+ 0,54		+ 0,47

Die gefundenen Zahlen stimmen also mit den berechneten so gut wie überhaupt möglich überein, indem die Werte für D/$m_{abs.}$ in keinem Fall 0,6 erreichen.

Man kann aber das Gametenverhältnis auch aus den gefundenen Spaltungszahlen 869 : 14 : 16 : 891 direkt berechnen, wobei ein Gameten-

TABELLE 1.

Parz. Nr.	Anzahl Hülsen	Anzahl ausgesäet. Samen	Anzahl Pflanzen mit: violett. Blüten, grünen Hülsen	violett. Blüten, gelben Hülsen	weissen Blüten, grünen Hülsen	weissen Blüten, gelben Hülsen	Summe Pflanzen
8001—24	2	4	2	—	—	—	2
8002—24	7	34	6	—	—	8	14
8003—24	3	14	4	—	—	1	5
8004—24	9	25	2	—	—	3	5
8005—24	3	14	1	—	—	4	5
8006—24	2	7	—	—	—	—	—
8007—24	3	13	—	—	—	—	—
8008—24	6	15	2	—	—	2	4
8009—24	5	20	—	—	—	—	—
8010—24	7	37	7	—	—	5	12
8011—24	6	38	4	—	—	3	7
8012—24	5	32	1	—	—	2	3
8013—24	4	22	4	—	—	2	6
8014—24	2	7	—	—	—	—	—
8015—24	2	10	—	—	—	—	—
8016—24	1	7	1	—	—	—	1
8017—24	4	26	2	—	1	3	6
8018—24	6	32	—	—	—	2	2
8019—24	8	32	5	—	—	11	16
8020—24	3	14	—	—	—	—	—
8021—24	3	18	6	—	—	6	12
8022—24	2	11	2	—	—	2	4
8023—24	4	22	5	1	—	4	10
8024—24	8	36	2	—	—	6	8
8025—24	5	25	—	—	—	—	—
8026—24	10	46	10	—	—	6	16
8027—24	4	24	3	—	—	4	7
8028—24	5	17	1	—	—	—	1
8029—24	4	27	—	—	—	—	—
8030—24	5	12	2	—	—	1	3
8031—24	4	24	4	—	—	7	11
8032—24	4	19	3	—	—	2	5
8033—24	5	25	6	—	—	3	9
8034—24	3	14	1	—	1	1	3
8035—24	2	13	1	1	—	4	6
8036—24	8	51	9	—	—	4	13
8037—24	9	48	2	—	—	4	6
8038—24	3	19	3	—	1	3	7
8039—24	2	11	—	—	—	1	1
8040—24	3	9	2	—	—	2	4
8041—24	3	16	—	—	—	—	—
8042—24	2	3	—	—	—	—	—
8043—24	4	18	7	—	1	7	15
8044—24	1	6	—	—	—	—	—
8045—24	8	38	10	—	—	14	24
8046—24	5	27	10	—	—	12	22
8047—24	7	37	10	—	—	4	14
8048—24	12	60	11	—	1	16	28
8049—24	1	5	1	—	—	1	2
8050—24	4	18	9	—	—	4	13
8051—24	5	25	7	—	—	6	13
8052—24	11	47	12	—	—	13	25
8053—24	14	88	21	—	—	20	41
8054—24	1	6	3	—	—	1	4
8055—24	5	25	3	—	—	7	10
8056—24	10	58	23	—	—	14	37
8057—24	13	60	17	—	—	18	35
8058—24	5	29	3	—	1	8	12
8059—24	5	22	—	—	—	1	1
8060—24	6	32	12	—	—	8	20
8061—24	10	60	25	2	—	13	40
8062—24	3	13	3	—	—	4	7
8063—24	13	66	20	—	2	27	49
8064—24	14	83	24	1	—	30	55
8065—24	10	62	19	—	1	21	41
8066—24	5	34	14	1	—	12	27
8067—24	8	39	14	—	—	8	22
8068—24	4	20	2	—	—	2	4
8069—24	9	39	11	—	—	9	20
8070—24	4	27	6	1	—	10	17
8071—24	4	24	7	—	—	13	20
8072—24	4	17	4	—	—	2	6
8073—24	10	37	19	—	—	9	28
8074—24	10	58	20	—	—	18	38

Parz. Nr.	Anzahl Hülsen	Anzahl ausgesäet. Samen	Anzahl Pflanzen mit: violett. Blüten, grünen Hülsen	violett. Blüten, gelben Hülsen	weissen Blüten, grünen Hülsen	weissen Blüten, gelben Hülsen	Summe Pflanzen
8075—24	9	44	17	—	—	12	29
8076—24	17	85	27	—	2	29	58
8077—24	13	61	17	—	—	17	34
8078—24	1	3	2	—	—	1	3
8079—24	3	12	7	—	—	2	9
8080—24	3	19	10	—	—	6	16
8081—24	1	7	3	—	—	3	6
8082—24	7	19	6	—	—	4	10
8083—24	6	32	11	—	—	11	22
8084—24	4	18	4	—	—	7	11
8085—24	4	18	3	—	—	5	8
8086—24	3	12	—	—	—	—	—
8087—24	2	9	—	—	—	—	—
8088—24	2	12	1	—	—	1	2
8089—24	2	10	—	—	—	1	1
8090—24	2	9	1	—	—	6	7
8091—24	6	30	4	—	—	6	10
8092—24	4	20	2	—	—	11	13
8093—24	7	33	7	1	—	12	20
8094—24	7	20	6	—	—	5	11
8095—24	12	58	8	1	—	12	21
8096—24	3	21	3	—	1	3	7
8097—24	1	3	1	—	—	1	2
8098—24	1	2	—	—	—	—	—
8099—24	4	14	1	—	—	—	1
8100—24	12	68	18	—	—	17	35
8101—24	1	5	3	—	—	2	5
8102—24	6	29	11	—	—	11	22
8103—24	3	20	9	—	—	6	15
8104—24	2	7	3	—	—	2	5
8105—24	6	28	9	—	—	9	18
8106—24	3	17	7	—	—	8	15
8107—24	3	9	1	—	—	—	1
8108—24	2	11	1	1	—	1	3
8109—24	1	2	1	—	—	—	1
8110—24	6	33	4	—	—	3	7
8111—24	5	22	1	—	—	2	3
8112—24	7	22	3	—	—	2	5
8113—24	9	23	4	—	—	2	6
8114—24	5	19	1	—	—	—	1
8115—24	3	13	—	—	—	1	1
8116—24	9	44	3	—	—	7	10
8117—24	5	22	6	—	1	5	12
8118—24	8	28	3	—	—	—	3
8119—24	6	23	3	—	—	1	4
8120—24	7	28	5	—	—	11	16
8121—24	2	8	1	—	—	1	2
8122—24	6	24	4	—	—	5	9
8123—24	8	28	4	—	—	8	12
8124—24	6	31	5	—	—	4	9
8125—24	7	28	6	1	—	11	18
8126—24	3	19	1	—	—	—	1
8127—24	8	38	7	—	—	7	14
8128—24	9	41	13	—	—	9	22
8129—24	4	15	4	—	—	5	9
8130—24	5	26	8	—	1	6	15
8131—24	4	17	5	—	—	7	12
8132—24	2	8	3	—	—	4	7
8133—24	3	9	2	—	—	2	4
8134—24	4	8	—	—	—	—	—
8135—24	4	12	—	—	—	1	1
8136—24	5	14	1	—	—	1	2
8137—24	7	27	8	1	—	10	19
8138—24	4	11	5	—	—	3	8
8139—24	7	24	3	—	—	5	8
8140—24	11	44	5	—	—	4	9
8141—24	7	42	7	—	—	5	12
8142—24	3	15	2	—	—	1	3
8143—24	5	21	6	—	—	6	12
8144—24	8	21	—	—	—	—	—
8145—24	10	46	3	—	—	1	4
8146—24	2	3	—	—	—	—	—
8147—24	5	18	—	—	—	3	3
8148—24	3	11	5	—	—	1	6
8149—24	6	33	6	—	—	8	14
8150—24	4	17	1	—	—	4	5
8151—24	5	15	5	—	—	3	8
8152—24	4	17	1	—	—	—	1

Parz. Nr.	Anzahl Hülsen	Anzahl ausgesäet. Samen	Anzahl Pflanzen mit violett. Blüten, grünen Hülsen	violett. Blüten, gelben Hülsen	weissen Blüten, grünen Hülsen	weissen Blüten, gelben Hülsen	Summe Pflanzen
8153—24	2	5	1	—	1	—	2
8154—24	3	15	3	—	—	3	6
8155—24	6	26	2	—	—	7	9
8156—24	3	5	—	—	—	—	—
8157—24	2	9	—	—	—	2	2
8158—24	5	9	—	—	—	1	1
8159—24	2	8	—	—	—	2	2
8160—24	3	14	1	—	—	5	6
8161—24	3	15	7	—	—	3	10
8162—24	5	26	10	—	—	13	23
8163—24	3	11	3	—	—	7	10
8164—24	6	28	10	—	1	10	21
8165—24	5	19	—	—	—	—	—
8166—24	14	77	24	2	—	30	56
8167—24	1	6	—	—	—	—	—
Summe	878	4081	869	14	16	891	1790

verhältnis $58{,}67 : 1 : 1 : 58{,}67$ erhalten wird. Nach diesem Verhältnis bekommt man folgende Werte.

	Violette Blüten, grüne Hülsen		Violette Blüten, gelbe Hülsen		Weisse Blüten, grüne Hülsen		Weisse Blüten, gelbe Hülsen
Gefunden	869	:	14	:	16	:	891
Berechnet nach							
$58{,}67 : 1 : 1 : 58{,}67$	$880{,}0$	:	$15{,}0$	:	$15{,}0$	:	$880{,}0$
Diff.	$- 11{,}0$		$- 1{,}0$		$+ 1{,}0$		$+ 11{,}0$
$m_{abs.}$	$\pm 21{,}15$		$\pm 3{,}86$		$\pm 3{,}86$		$\pm 21{,}15$
$D/m_{abs.}$	$- 0{,}52$		$- 0{,}26$		$+ 0{,}26$		$+ 0{,}52$

Auch in diesem Fall ist die Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Zahlen ausgezeichnet. Eine genaue Feststellung des Koppelungsgrades ist also in vorliegenden Materiale nicht möglich, sondern fortgesetzte Rückkreuzungsarbeit ist notwendig, um den Koppelungsgrad endgültig festzustellen.

Wir wollen doch eventuelle Fehlerquellen etwas näher prüfen.

Ausgesäet wurden 4081 Samen, erhalten aber nur 1790 Pflanzen, also etwa 44 %. Hier wäre demnach eine Möglichkeit zu starker Verschiebung der Spaltungszahlen vorhanden. Nun wurden aber vor dem Aussäen alle Samen genau untersucht und alle, deren Radicula, Plumula oder beide von Insektenfrass oder durch Parasitpilze so stark beschädigt oder so schlecht entwickelt waren, dass man mit der grössten Sicherheit voraussagen konnte, dass sie nicht keimen können, wurden

als »nicht keimbar» bezeichnet. Zu dieser Kategorie gelangten 1959 Samen, d. h. etwa 48 %. Ausserdem wurden 414, d. h. etwa 10 % als »unsicher keimbar» bezeichnet. Vor dem Aussäen hatte ich also auf Grund solcher Schäden, die wahrscheinlich nicht selektiv wirken, vorausgesehen, dass nur 40—50 % der Samen Pflanzen entwickeln konnten. Erhalten wurden wie gesagt 44 %. Es ist deshalb sehr unwahrscheinlich, dass die geringe Keimfähigkeit eine Selektion bewirkt hat.

Eine andere mögliche Fehlerquelle liegt in eventuellen »falschen Rückkreuzungen». Um in der relativ kurzen Blütenzeit, etwa 10 Tage, so viele Bestäubungen wie möglich ausführen zu können, muss man sehr schnell arbeiten und dabei ist die Möglichkeit zu Irrtümern vorhanden. Fehler solcher Art können aber nur in den Kleinparzellen, wo alle Pflanzen doppeltrezessiv sind, vorkommen. Es gab nur eine einzige solche Parzelle, 8053—24 h, mit 6 weissblütigen, gelbhülsigen Pflanzen. Die Erwartung ist 3 violettblütige, grünhülsige : 3 Doppeltrezessive. Der Mittelfehler ist $\pm$ 1,23 und $D/m_{abs.} = 2{,}5$. Ein so hoher Wert für $D/m_{abs.}$ soll aber rein statistisch berechnet unter den 878 Parzellen etwa 10,5 Mal oder unter den Doppeltrezessiven etwa 5,25 Mal vorkommen; er wurde aber nur einmal angetroffen, was wahrscheinlich darauf beruht, dass Parzellen mit 6 Individuen relativ selten waren. Bei der Beurteilung der Parzellen mit 5 und 4 nur doppeltrezessiven Pflanzen wurden solche 4 resp. 6 Mal gefunden, was die statistische Erwartung bei weitem nicht erreicht. Hier ist also aller Wahrscheinlichkeit nach kein Fehler zu finden.

Dies lässt sich übrigens auch in anderer Weise kontrollieren. Für jede Kleinparzelle mit nur doppeltrezessiven Pflanzen haben wir stets eine mit nur doppeltdominanten zu erwarten. Untersucht man nun alle Parzellen mit nur Doppeltdominanten oder nur Doppeltrezessiven, erhält man folgende Zahlen.

Parzellen mit nur einer Pflanze:	85	Doppeltdominante,	80	Doppeltrezessive
» » zwei Pflanzen:	36	»	, 33	»
» » drei »	14	»	, 10	»
» » vier »	4	»	, 6	»
» » fünf »	2	»	, 4	»
» » sechs »	0	»	, 1	»

Summiert man alle scheinbar konstanten Parzellen mit nur Doppeltdominanten, bekommt man 141 und für die Doppeltrezessiven 135. Eine bessere Übereinstimmung kann man nicht erwarten. Da nun alle Doppeltdominanten gelungene Rückkreuzungen darstellen

müssen, ist es auch sehr wahrscheinlich, dass sich unter den Doppeltrezessiven keine falschen Kreuzungen befinden.

Schliesslich ist ein Fehlrechnen oder ein fehlerhaftes Beurteilen der Pflanzen ausgeschlossen, da alle Parzellen wenigstens zweimal durchgezählt und die berücksichtigten Eigenschaften nicht zu verwechseln sind. Nach all' dem Angeführten muss also im *Gametenverhältnis der vorhandenen Koppelung n : 1 : 1 : n — n 63 oder ein sehr naheliegender Wert entsprechen.* Ich werde unten auf diese Sache zurückkommen.

II. IST BEI KREUZUNGEN ZWISCHEN VERSCHIEDENEN GEFÄRBTBLÜTIGEN, GRÜNHÜLSIGEN ERBSENBIOTYPEN MIT WEISSBLÜTIGEN, GELBHÜLSIGEN KOPPELUNG ODER FREIE KOMBINATION DIE GEWÖHNLICHE VERERBUNGSWEISE?

Schon MENDEL (1865) hat die Vererbung gelbhülsiger Erbsen untersucht und gefunden, dass die gelbe Hülsenfarbe gegen grün rezessiv ist. Dies wurde später von VILMORIN (1911) und TSCHERMAK (1912) bestätigt. Die Kombination zwischen Blütenfarbe und grüner und gelber Hülsenfarbe wurde von den beiden letztgenannten Forschern gleichfalls ausgeführt, doch wurde die erhaltene Spaltung nicht durch Zahlen verifiiert. Wie oben erwähnt, erhielt ich (1923) in einem Fall Koppelung, in einem anderen freie Kombination.

Um die normal vorkommende Vererbungsweise festzustellen, habe ich eine Anzahl Erbsenbiotypen mit gefärbten Blüten und grünen Hülsen mit Deszendenten meiner weissblütigen, gelbhülsigen Ausgangspflanze gekreuzt. Achtzehn dieser Kreuzungen sind nun bis in F_2 verfolgt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Dort sind alle Parzellen jeder Kreuzung summiert. Die Kreuzung 107 × 465 II wurde im Sommer 1923 ausgeführt, alle übrigen 1924; die F_2-Generation der erstgenannten wurde 1925, die der übrigen 1926 gebaut.

Einige dieser Kreuzungen (8187 I × 962, 8187 VIII × 577, 8187 Xa × 579, 8187 XIII × 582, 8187 XVI × 966) zeigen so grosse Übereinstimmung zwischen der gefundenen und der nach 9 : 3 : 3 : 1 berechneten Individuenanzahl, der Wert $D/m_{abs.} \pm 1$ wird nie erreicht, dass die in Betracht kommenden Gene sich vollkommen frei kombinieren müssen. Für die übrigen Kreuzungen sind die Werte für $D/m_{abs.}$ in einigen Fällen ziemlich schlecht, z. B. für 107 × 465 II. Untersucht man die gefundenen Spaltungszahlen näher, findet man, dass die monohybriden

TABELLE 2.

Kreuzungen	Anzahl Pflanzen	Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1											
		Berechnet				Gefunden							
		violette Blüten, grüne Hülsen	violette Blüten, gelbe Hülsen	weisse Blüten, grüne Hülsen	weisse Blüten, gelbe Hülsen	violette Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	violette Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}
107 × 465 II	3062	1722,38	574,13	574,13	191,38	1725	+ 0,10	632	+ 2,68	529	— 2,09	176	— 1,15
8187 I × 962 ...	260	146,25	48,75	48,75	16,25	149	+ 0,34	44	— 0,76	50	+ 0,20	17	+ 0,19
8187 II × 955	235	132,19	44,06	44,06	14,69	142	+ 1,31	43	— 0,18	35	— 1,56	15	+ 0,08
8187 III × 949 ...	60	33,17	11,25	11,25	3,75	31	— 0,72	9	— 0,74	11	— 0,08	9	+ 2,80
8187 IV × 945 ...	200	112,5	37,5	37,5	12,5	115	+ 0,36	27	— 1,90	49	+ 2,08	9	— 1,02
8187 V × 935 ...	202	113,63	37,88	37,88	12,63	115	+ 0,19	45	+ 1,28	26	— 2,14	16	+ 0,98
8187 VI × 905 ...	156	87,75	29,55	29,25	9,75	85	— 0,44	38	+ 1,80	29	— 0,05	4	— 2,13
8187 VII × 828 ...	162	91,13	30,38	30,38	10,13	92	+ 0,14	24	— 1,29	35	+ 0,93	11	+ 0,28
8187 VIII × 577 ...	451	253,69	84,56	84,56	28,19	255	+ 0,12	84	— 0,07	83	— 0,19	29	+ 0,16
8187 IX × 578 ...	334	187,88	62,63	62,63	20,88	177	— 1,20	66	+ 0,47	71	+ 1,17	20	— 0,20
8187 X × 579 ...	410	230,63	76,88	76,88	25,63	243	+ 1,23	72	— 0,62	68	— 1,12	27	+ 0,28
8187 X a × 579 ...	360	202,50	67,50	67,50	22,50	207	+ 0,48	65	— 0,34	65	— 0,34	23	+ 0,11
8187 XI × 580 ...	142	79,88	26,63	26,63	8,88	89	+ 1,54	24	— 0,57	23	— 0,78	6	— 1,00
8187 XII × 581 ...	426	239,63	79,88	79,88	26,63	238	— 0,16	63	— 2,10	95	+ 1,88	30	+ 0,68
8187 XIII × 582 ...	451	253,69	84,56	84,56	28,19	251	— 0,26	85	+ 0,05	86	+ 0,17	29	+ 0,16
8187 XIV × 583 ...	219	123,19	41,06	41,06	13,69	131	+ 1,06	34	— 1,22	40	— 0,18	14	+ 0,09
8187 XV × 584 ...	167	93,94	31,31	31,31	10,44	92	— 0,30	38	+ 1,33	30	— 0,26	7	— 1,10
8187 XVI × 966 ...	186	104,63	34,88	34,88	11,63	106	+ 0,20	34	— 0,17	39	+ 0,77	7	— 1,40

Spaltungen schlecht sind, indem für Blütenfarbe 2357 violette und 705 weisse anstatt der erwarteten Zahlen $2296{,}5 : 765{,}5 \pm 23{,}96$ erhalten wurden. Das ergibt für $D/m_{abs.}$ 2,53, demnach ein erhebliches Defizit für weiss. In gleicher Weise finden wir ein Defizit für grüne Hülsen, indem für grün : gelb 2254 : 808 gefunden wurde, während $2296{,}5 : 765{,}5 \pm 23{,}96$ zu erwarten war; daraus erhält man für $D/m_{abs.}$ 1,77. Wenn, wie es z. B. KAPPERT (1924) tut, die erhaltenen Zahlen der bifaktoriellen Spaltung auf Grund der gefundenen monofaktoriellen Spaltungen korrigiert werden, erhält man:

Berechnet n.
9 : 3 : 3 : 1..... 1722,38 (D/m = +0,10) : 574,13 (D/m = +2,68) : 574,13 (D/m = −2,09) : 191,38 (D/m = −1,15)
Gefunden ..... 1725 : 632 : 529 : 176
Berechnet n. gefunden
(3 : 1) × (3 : 1) 1735,36 (D/m = −0,38) : 621,97 (D/m = +0,44) : 518,65 (D/m = +0,50) : 186,03 (D/m = −0,76)

Die Zahlen zeigen deutlich, dass in dieser Kreuzung keine Koppelung vorliegt. Eine Berechnung des Überkreuzungsprozentes führt annähernd zum gleichen Ergebnis. Man erhält für diesen sehr nahe 50 %, was ja in F_2 von freier Kombination der Gene nicht zu unterscheiden ist. Es fragt sich aber ob die oben vorgenommene Korrektur berechtigt ist oder nicht. Meiner Ansicht nach darf eine solche Korrektur nur dann stattfinden, wenn man ganz bestimmte, regelmässig auftretende Abweichungen von den 3 : 1-Spaltungen (z. B. durch Selektion u. a.) festgestellt hat, nicht aber dann wenn es sich um zufällige Unregelmässigkeiten der Spaltungszahlen handelt, weil solche Abweichungen rein statistisch gesehen hin und wieder zu erwarten sind. Als Hilfsmittel zum *Aufsuchen* von Koppelungen kann diese Methode aber — wie KAPPERT es tut — Verwendung finden. Werden die übrigen Kreuzungen mit nicht guten Spaltungszahlen näher untersucht, kommt man zu analogen Resultaten wie bei der oben besprochenen, die trotz einer grossen Individuenanzahl die schlechteste ist. Für die zwei darauf folgende, 8187 IV × 945 und 8187 XII × 581, erhält man auf diese Weise folgende Zahlen. Für erstere:

Berechnet n. 9 : 3 : 3 : 1 ...	$112{,}5\,(D/m = +0{,}36)$	$37{,}5\,(D/m = -1{,}90)$	$37{,}5\,(D/m = +2{,}08)$	$12{,}5\,(D/m = -1{,}02)$
Gefunden.....	115	27	49	9
Berechnet n. gefunden (3:1) × (3:1)	$116{,}44\,(D/m = -0{,}21)$	$25{,}56\,(D/m = +0{,}30)$	$47{,}56\,(D/m = +0{,}24)$	$10{,}44\,(D/m = -0{,}46)$

und für 8187 XII × 581:

Berechnet n. 9 : 3 : 3 : 1 ...	$239{,}63\,(D/m = -0{,}16)$	$79{,}88\,(D/m = -2{,}10)$	$79{,}88\,(D/m = +1{,}88)$	$26{,}63\,(D/m = +0{,}68)$
Gefunden.....	238	63	95	30
Berechnet n. gefunden (3 : 1) × (3 : 1)	$235{,}29\,(D/m = +0{,}26)$	$65{,}71\,(D/m = -0{,}36)$	$97{,}70\,(D/m = -0{,}31)$	$27{,}28\,(D/m = +0{,}54)$

Auch in diesen beiden Kreuzungen sind also, was aus obenstehenden Zahlen hervorgeht, keine Koppelungen zu finden. Für die übrigen 10 nicht näher besprochenen Kreuzungen sind die Werte für $D/m_{abs.}$ mit wenigen Ausnahmen so gut, dass von Koppelungen nicht die Rede sein kann. Alle in Tabelle 2 zusammengestellten Kreuzungsresultate sprechen also aller Wahrscheinlichkeit nach für freie Kombination der untersuchten Gene. Rechnet man hierzu meine ursprüngliche frei kombinierende Kreuzung (HAMMARLUND 1923) und eine von WELLENSIEK (1925 b), die wahrscheinlich mit keiner meiner Kreuzungen identisch ist, so sind bisher 20 Kreuzungen untersucht, bei denen die Allelenpaare

gefärbte — weisse Blüten und grüne — gelbe Hülsen freie Kombination zeigen. Diesen gegenüber haben wir nur eine mit Koppelung mit einem Gametenverhältnis von etwa 63 : 1 : 1 : 63 (HAMMARLUND 1923 und diese Abhandlung Abschnitt I). Auf diese Erscheinung werde ich unten zurückkommen.

III. DER GENETISCHE UNTERSCHIED ZWISCHEN DER GEKOPPELTEN UND FREIKOMBINIERENDEN LINIE.

Dass zwischen den beiden violettblütigen, grünhülsigen Erbsenlinien, von denen bei Kreuzung mit der weissblütigen, gelbhülsigen Linie die eine (K-Linie) Koppelung, die andere (F-Linie) freie Kombination der Faktoren zeigte, ein genetischer Unterschied vorhanden sein muss, ist bei unserer jetzigen Kenntnis der Vererbung wohl unzweifelhaft. Wäre dies nicht der Fall, so würde dies einen Umsturz der ganzen Vererbungslehre bedeuten, da man dann annehmen müsste, dass eine Modifikation so weitgehende Wirkungen haben könnte, dass die Faktoren unter gewissen Umständen sich frei kombinieren, unter anderen etwa eine 63 : 1-Koppelung zeigen könnten. Dann wäre ja alles möglich und eine Faktorenanalyse, wenigstens mit den heutigen Methoden durch Kreuzungen und darauf folgenden Spaltungen ausgeschlossen. Es gilt also nur den Unterschied festzustellen. In dieser Hinsicht gibt es folgende Möglichkeiten:

A. Der *Grundfaktor für Blütenfarbe* der K-Linie ist mit dem Grundfaktor der F-Linie *nicht identisch,* die beiden Linien haben jedoch *gemeinsamen Hülsenfarbenfaktor.*

B. Die *Faktoren für grüne Hülsenfarbe* der K-Linie und der F-Linie sind *nicht identisch,* der *Grundfaktor für Blütenfarbe* ist aber *identisch.*

C. Der *Grundfaktor für Blütenfarbe und der Faktor für grüne Hülsenfarbe* sind beide in der K-Linie und in der F-Linie *nicht identisch.*

D. Der *Grundfaktor für Blütenfarbe und der Faktor für grüne Hülsenfarbe* sind beide in der K-Linie und in der F-Linie *identisch.* Der Unterschied wird demnach durch einen Faktor verursacht, der als solcher weder Blütenfarbe noch Hülsenfarbe bedingt.

Alle diese Möglichkeiten können durch Kreuzungen geprüft werden. Es gibt aber mehrere Wege die zum Ziel führen und es ist meine Absicht alle diese Möglichkeiten zu prüfen.

Der erste Schritt ist natürlich eine Kreuzung der K- und F-Linie. Diese habe ich auch ausgeführt. Wegen schlechter Keimfähigkeit der

F_2-Generation habe ich aber so kleine Zahlen bekommen, dass ich im vorigen Sommer neue Kreuzungen ausgeführt habe, und auch dieses Jahr beabsichtige ich neue solche Kreuzungen vorzunehmen. Es sollen deshalb die Resultate dieser Kreuzung erst in einer späteren Mitteilung vorgelegt werden.

Eine andere Möglichkeit ist in F_1 der Kreuzung K-Linie × doppeltrezessiver Typus (weisse Blüten, gelbe Hülsen) die F-Linie einzukreuzen. Diese Kreuzungsmethode habe ich bisher in ziemlich grosser Ausdehnung verwendet und soll unten über die Resultate, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind, berichtet werden. Dort sind die Spaltungen in F_2 jeder Parzelle für sich angegeben. In Kolumne 1, Kreuzungen, sind alle Mutterpflanzen (die erste angeführte Nummer z. B. 53 ♀, 42 ♀, 3 ♀ usw.) heterozygoter Pflanzen, die durch Kreuzungen vom Typus weisse Blüten, gelbe Hülsen × der gekoppelten Linie (K-Linie) mit violetten Blüten, grünen Hülsen hervorgebracht worden sind. Die Vaterpflanzen gehören nicht der ursprünglichen F-Linie an, sind aber alle mit Ausnahme von 393 I, 834, Mon. I und R. Sv. I in Bezug auf Koppelung oder freie Kombination schon im vorigen Abschnitt behandelt worden. Dort wurde nachgewiesen, dass diese Kreuzungseltern 465 II, 966, 962, 955, 945, 935, 905, 828 in der hier in Rede stehenden Spaltung sich wie die F-Linie verhalten, d. h. sie zeigen nach Kreuzung mit »weisse Blüten, gelbe Hülsen» in F_2 freie Kombination der Genen (Tabelle 2). In Bezug auf die hier in Frage kommenden Eigenschaften sind diese Linien also mit der F-Linie identisch. Bemerkt sei ferner, dass eine Elternnummer in Tabelle 3, z. B. 962 dieselbe Pflanze wie 962 in Tabelle 2 bezeichnet, die also in 8187 I × × 962 (Tabelle 2) und in 8045 I ♀ × 962, 8045 II ♀ × 962 (Tabelle 3) als Vaterpflanze verwendet worden ist. So sind auch die Mutterpflanzen 8043 I usw. (Tabelle 3) in Tabelle 1 zu finden. Die Zahl I bezeichnet Pflanze Nr. I in Parzelle 8043 (Tabelle 1) usw., wo alle die nach Rückkreuzungen erhaltenen heterozygoten Pflanzen, die zu fortgesetzter Arbeit verwendet wurden, mit römischen Ziffern bezeichnet worden sind. Die dritte Kolumne enthält die verschiedenen in F_2 gefundenen Spaltungen und dann folgen die berechneten und gefundenen Spaltungen jeder Parzelle für sich.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, treten vier verschiedene Spaltungstypen auf, nämlich, a) konstante, b) 3 : 1 (grüne : gelbe Hülsen), c) 3 : 1 (violette : weisse Blüten) und d) 9 : 3 : 3 : 1 spaltende Parzellen (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen; weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

TABELLE 3.

Kreuzungen	Anzahl Pflanzen	Spaltungstypus	Spaltung											
			Berechnet				Gefunden							
			gefärbte Blüten, grüne Hülsen	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	weisse Blüten, grüne Hülsen	weisse Blüten, gelbe Hülsen	gefärbte Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}
53 ♀ × 393 I	564	9:3:3:1	317,25	105,75	105,75	35,25	319	+ 0,15	118	+ 1,32	99	— 0,73	28	— 1,26
» »	720	3:1	540,0	—	180,0	—	543	+ 0,26	—	—	177	— 0,26	—	—
42 ♀ × 834	78	9:3:3:1	43,88	14,63	14,63	4,88	46	+ 0,49	13	— 0,47	10	— 1,34	9	+ 1,92
» »	273	»	153,56	51,19	51,19	17,06	153	— 0,07	55	+ 0,59	49	— 0,34	16	— 0,27
» »	63	»	35,44	11,81	11,81	3,94	34	— 0,66	18	+ 2,01	8	— 1,23	3	— 0,49
» »	127	»	71,44	23,81	23,81	7,94	70	— 0,26	24	+ 0,04	25	+ 0,27	8	+ 0,02
» »	262	»	147,38	49,13	49,13	16,38	155	+ 0,95	47	— 0,34	42	— 1,13	18	+ 0,41
» »	332	»	186,75	62,25	62,25	20,75	195	+ 0,91	52	— 1,44	62	— 0,04	23	+ 0,51
» »	255	konst.	255	—	—	—	255	—	—	—	—	—	—	—
» »	326	»	326	—	—	—	326	—	—	—	—	—	—	—
» »	127	»	127	—	—	—	127	—	—	—	—	—	—	—
» »	217	»	217	—	—	—	217	—	—	—	—	—	—	—
3 ♀ × 465 II.....	330	9:3:3:1	185,63	61,88	61,88	20,63	189	+ 0,37	52	— 1,39	71	+ 1,29	18	— 0,60
» »	97	»	54,56	18,19	18,19	6,06	46	— 1,75	25	+ 1,77	15	— 0,83	11	+ 2,07
» »	280	»	157,5	52,5	52,5	17,5	154	— 0,42	44	— 1,30	58	+ 0,84	24	+ 1,61
» »	157	»	88,31	29,44	29,44	9,81	83	— 0,85	30	+ 0,10	34	+ 0,83	10	— 0,06
» »	351	»	197,44	65,81	65,81	21,94	195	— 0,26	73	+ 0,98	67	+ 0,16	16	— 1,31
» »	168	»	94,5	31,5	31,5	10,5	89	— 0,86	27	— 0,89	36	+ 0,89	16	+ 1,75
» »	321	»	180,56	60,19	60,19	20,06	175	— 0,63	62	+ 0,26	60	— 0,03	24	+ 0,91
» »	186	»	104,63	34,88	34,88	11,63	94	— 1,57	38	+ 0,59	43	+ 1,53	11	— 0,19
» »	155	konst.	155	—	—	—	155	—	—	—	—	—	—	—
41 ♀ × Mon. I ...	431	9:3:3:1	242,44	80,81	80,81	26,94	252	+ 0,93	75	— 0,72	78	— 0,35	26	— 0,19
» » ...	242	»	136,13	45,38	45,38	15,13	144	+ 1,02	44	— 0,23	43	— 0,39	11	— 1,10
» » ...	361	»	203,06	67,69	67,69	22,56	201	— 0,22	63	— 0,63	82	+ 1,93	15	— 1,64
» » ...	125	»	70,31	23,44	23,44	7,81	77	+ 1,21	22	— 0,33	15	— 1,93	11	+ 1,18
» » ...	161	konst.	161	—	—	—	161	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	433	»	433	—	—	—	433	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	301	»	301	—	—	—	301	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	228	»	228	—	—	—	228	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	209	»	209	—	—	—	209	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	370	»	370	—	—	—	370	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	76	»	76	—	—	—	76	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	89	»	89	—	—	—	89	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	50	»	50	—	—	—	50	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	253	»	253	—	—	—	253	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	12	»	12	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—

Kreuzungen	Anzahl Pflanzen	Spaltungstypus	Spaltung											
			Berechnet				Gefunden							
			gefärbte Blüten, grüne Hülsen	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	weisse Blüten, grüne Hülsen	weisse Blüten, gelbe Hülsen	gefärbte Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}
41 ♀ × Mon. I...	86	konst.	86	—	—	—	86	—	—	—	—	—	—	—
» »	326	»	326	—	—	—	326	—	—	—	—	—	—	—
30 ♀ × R. Sv. I	87	9:3:3:1	48,94	16,31	16,31	5,44	48	− 0,20	19	+ 0,74	14	− 0,64	6	+ 0,25
» » ...	235	»	132,19	44,06	44,06	14,69	138	+ 0,76	41	− 0,51	36	− 1,35	20	+ 1,43
» » ...	101	konst.	101	—	—	—	101	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	105	»	105	—	—	—	105	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	21	»	21	—	—	—	21	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	174	»	174	—	—	—	174	—	—	—	—	—	—	—
8043 I ♀ × 966 ...	70	9:3:3:1	39,38	13,13	13,13	4,38	45	+ 1,35	15	+ 0,57	9	− 1,27	1	− 1,67
» » ...	115	»	64,69	21,56	21,56	7,19	74	+ 1,75	14	− 1,81	18	− 0,85	9	− 0,70
8043 II ♀ × 966 ...	56	»	31,5	10,5	10,5	3,5	32	+ 0,14	7	− 1,20	16	+ 1,88	1	− 1,38
» » ...	79	»	44,44	14,81	14,81	4,94	48	+ 0,81	13	− 0,52	16	+ 0,34	2	− 1,37
» » ...	127	»	71,44	23,81	23,81	7,94	62	− 1,69	25	+ 0,27	27	+ 0,73	13	+ 1,86
» » ...	26	»	14,63	4,88	4,88	1,63	16	+ 0,54	4	− 0,44	5	+ 0,06	1	− 0,51
» » ...	31	3:1	23,25	—	7,75	—	22	− 0,52	—	—	9	+ 0,52	—	—
» » ...	55	konst.	55	—	—	—	55	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	6	» ?	6	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—
8045 I ♀ × 962 ...	59	konst.	59	—	—	—	59	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	39	»	39	—	—	—	39	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	53	»	53	—	—	—	53	—	—	—	—	—	—	—
8045 II ♀ × 962 ...	37	9:3:3:1	20,81	6,94	6,94	2,31	23	+ 0,73	5	− 0,82	7	+ 0,03	2	− 0,22
» » ...	81	konst.	81	—	—	—	81	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	34	»	34	—	—	—	34	—	—	—	—	—	—	—
8046 I ♀ × 955 ...	91	»	91	—	—	—	91	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	43	»	43	—	—	—	43	—	—	—	—	—	—	—
8046 II ♀ × 955 ...	27	9:3:3:1	15,19	5,06	5,06	1,69	13	− 0,85	6	+ 0,46	6	+ 0,46	2	+ 0,23
» » ...	162	»	91,13	30,38	30,38	10,13	87	− 0,65	34	+ 0,73	31	+ 0,13	10	− 0,04
» » ...	167	»	93,94	31,31	31,31	10,44	78	− 2,49	41	+ 1,92	34	+ 0,53	14	+ 1,19
» » ...	150	»	84,38	28,13	28,13	9,38	83	− 0,23	29	+ 0,18	27	− 0,24	11	+ 0,55
» » ...	216	»	121,5	40,5	40,5	13,5	118	− 0,48	42	+ 0,26	44	+ 0,61	12	− 0,42
» » ..	18	konst.	18	—	—	—	18	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	32	»	32	—	—	—	32	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	97	»	97	—	—	—	97	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	58	»	58	—	—	—	58	—	—	—	—	—	—	—
8046 III ♀ × 955...	208	9:3:3:1	117,0	39,0	39,0	13,0	111	− 0,84	38	− 0,18	46	+ 1,24	13	± 0
8046 IV ♀ × 955...	56	»	31,5	10,5	10,5	3,5	35	+ 0,94	8	− 0,86	11	+ 0,17	2	− 0,83
» » ...	116	»	65,25	21,75	21,75	7,25	69	+ 0,70	17	− 1,13	24	+ 0,54	6	− 0,48

Kreuzungen	Anzahl Planzen	Spaltungstypus	Spaltung											
			Berechnet				Gefunden							
			gefärbte Blüten, grüne Hülsen	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	weisse Blüten, grüne Hülsen	weisse Blüten, gelbe Hülsen	gefärbte Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}
8046 IV ♀ × 955...	143	9:3:3:1	80,44	26,81	26,81	8,94	80	− 0,07	24	− 0,60	31	+ 0,90	8	− 0,33
» » ...	77	»	43,31	14,44	14,44	4,81	43	− 0,07	17	+ 0,75	13	− 0,42	4	− 0,38
» » ...	61	3:1	45,75	15,25	—	—	48	+ 0,67	13	− 0,67	—	—	—	—
» » ...	49	konst.	49	—	—	—	49	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	51	»	51	—	—	—	51	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	17	»	17	—	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	99	»	99	—	—	—	99	—	—	—	—	—	—	—
8046 V ♀ × 955...	141	9:3:3:1	79,31	26,44	26,44	8,81	80	+ 0,12	27	+ 0,12	24	− 0,53	10	+ 0,41
» » ...	109	»	61,31	20,44	20,44	6,81	69	+ 1,49	18	− 0,60	17	− 0,84	5	− 0,72
» » ...	80	»	45,0	15,0	15,0	5,0	41	− 0,90	18	+ 0,86	16	+ 0,29	5	± 0
» » ...	90	konst.	90	—	—	—	90	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	85	»	85	—	—	—	85	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	61	»	61	—	—	—	61	—	—	—	—	—	—	—
8047 I ♀ × 945...	27	9:3:3:1	15,19	5,06	5,06	1,69	15	− 0,07	4	− 0,52	8	+ 1,45	0	− 1,34
8047 II ♀ × 945...	125	»	70,31	23,44	23,44	7,81	72	+ 0,30	27	+ 0,82	20	− 0,79	6	− 0,67
» » ...	37	»	20,81	6,94	6,94	2,31	21	+ 0,06	6	− 0,40	7	+ 0,03	3	+ 0,47
» » ...	167	»	93,94	31,31	31,31	10,44	90	− 0,62	30	− 0,26	36	+ 0,93	11	+ 0,18
8047 IV ♀ × 945...	21	9:3:3:1	11,81	3,94	3,94	1,31	13	+ 0,52	1	− 1,64	5	+ 0,59	2	+ 0,62
» » ...	93	»	52,31	17,44	17,44	5,81	59	+ 1,40	14	− 0,91	15	− 0,65	5	− 0,35
» » ...	68	»	38,25	12,75	12,75	4,25	28	− 2,51	17	+ 1,32	13	+ 0,08	10	+ 2,28
» » ...	100	konst.	100	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	139	»	139	—	—	—	139	—	—	—	—	—	—	—
8047 V ♀ × 945...	141	9:3:3:1	79,31	26,44	26,44	8,81	80	+ 0,12	24	− 0,53	28	+ 0,34	9	+ 0,07
» » ...	119	»	66,94	22,31	22,31	7,44	59	− 1,47	20	− 0,54	30	+ 1,81	10	+ 0,97
» » ...	42	»	23,63	7,88	7,88	2,63	18	− 1,75	6	− 0,74	16	+ 3,21	2	− 0,40
» » ...	118	»	66,38	22,13	22,13	7,38	80	+ 2,53	14	− 1,91	20	− 0,50	4	− 1,29
» » ...	148	»	83,25	27,75	27,75	9,25	87	+ 0,62	22	− 1,21	31	+ 0,68	8	− 0,43
» » ...	49	konst.	49	—	—	—	49	—	—	—	—	—	—	—
8048 I ♀ × 935...	88	9:3:3:1	49,5	16,5	16,5	5,5	46	− 0,75	21	+ 1,22	16	− 0,14	5	− 0,22
» » ...	97	3:1	72,75	—	24,25	—	66	− 1,58	—	—	31	+ 1,58	—	—
» » ...	88	konst.	88	—	—	—	88	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	66	»	66	—	—	—	66	—	—	—	—	—	—	—
8048 II ♀ × 935...	90	konst.	90	—	—	—	90	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	68	»	68	—	—	—	68	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	75	»	75	—	—	—	75	—	—	—	—	—	—	—
» » ...	55	»	55	—	—	—	55	—	—	—	—	—	—	—
8048 III ♀ × 935...	60	9:3:3:1	33,75	11,25	11,25	3,75	35	+ 0,33	15	+ 1,24	8	− 1,08	2	− 0,93

Kreuzungen	Anzahl Pflanzen	Spaltungstypus	Spaltung											
			Berechnet				Gefunden							
			gefärbte Blüten, grüne Hülsen	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	weisse Blüten, grüne Hülsen	weisse Blüten, gelbe Hülsen	gefärbte Blüten, grüne Hülsen	D/m_{abs}	gefärbte Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten grüne Hülsen	D/m_{abs}	weisse Blüten, gelbe Hülsen	D/m_{abs}
8048 III ♀ × 935	48	9:3:3:1	27,0	9,0	9,0	3,0	27	± 0	10	+ 0,37	8	− 0,37	3	± 0
» »	44	konst.	44	—	—	—	44	—	—	—	—	—	—	—
» »	101	»	101	—	—	—	101	—	—	—	—	—	—	—
8048 IV ♀ × 935	85	9:3:3:1	47,81	15,94	15,94	5,31	50	+ 0,48	13	− 0,82	18	+ 0,57	4	− 0,63
» »	116	»	65,25	21,75	21,75	7,25	69	+ 0,70	20	− 0,42	19	− 0,65	8	+ 0,29
» »	63	konst.	63	—	—	—	63	—	—	—	—	—	—	—
8048 V ♀ × 935	57	konst.	57	—	—	—	57	—	—	—	—	—	—	—
8048 VI ♀ × 905	113	9:3:3:1	63,56	21,19	21,19	7,06	59	− 0,87	29	+ 1,88	17	− 1,01	8	+ 0,37
» »	64	konst.	64	—	—	—	64	—	—	—	—	—	—	—
8048 VII ♀ × 905	69	9:3:3:1	38,81	12,94	12,94	4,31	39	+ 0,05	14	+ 0,33	12	− 0,29	4	− 0,15
» »	56	konst.	56	—	—	—	56	—	—	—	—	—	—	—
» »	15	»	15	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—
8048 VIII ♀ × 905	73	9:3:3:1	41,06	13,69	13,69	4,56	38	− 0,72	18	+ 1,29	15	+ 0,39	2	− 1,24
» »	146	»	82,13	27,38	27,38	9,13	79	− 0,52	34	+ 1,40	24	− 0,72	9	− 0,04
» »	96	»	54,0	18,0	18,0	6,0	64	+ 2,06	14	− 1,05	13	− 1,31	5	− 0,42
» »	56	konst.	56	—	—	—	56	—	—	—	—	—	—	—
8048 IX ♀ × 905	82	9:3:3:1	46,13	15,38	15,38	5,13	40	− 1,37	20	+ 1,31	18	+ 0,74	4	− 0,52
» »	71	»	39,94	13,31	13,31	4,44	39	− 0,23	13	− 0,09	15	+ 0,51	4	− 0,22
» »	15	»	8,44	2,81	2,81	0,94	7	− 0,75	4	+ 0,79	4	+ 0,79	0	− 1,00
» »	20	konst.	20	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—
» »	3	» ?	3	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
8050 I ♀ × 828	85	9:3:3:1	47,81	15,94	15,94	5,31	51	+ 0,70	16	+ 0,02	13	− 0,82	5	− 0,14
» »	55	konst.	55	—	—	—	55	—	—	—	—	—	—	—

Was zuerst die 62 als konstant bezeichneten Parzellen betrifft, so sind fast alle, dank einer zufriedenstellenden Individuenanzahl, als sicher anzusehen. Eine Ausnahme macht die in der Kreuzung 8043 II ♀ × 966 als kostant bezeichnete Parzelle die nur 6 Individuen hat; und sehr unsicher ist natürlich auch die Konstanz einer Parzelle der Kreuzung 8048 IX ♀ × 905, die nur 3 Pflanzen hat. Dagegen ist in der Kreuzung 41 ♀ × Mon. I die Parzelle mit 12 Individuen ziemlich sicher konstant, da wenn man annimmt, dass diese Parzelle nach 3 : 1 spaltet, erhält man daher für $D/m_{abs.} = 2$. Für eine angenommene 9 : 3 : 3 : 1-Spaltung hätte man nur 6,75 mit violetten Blüten, grünen Hülsen zu erwarten, was für $D/m_{abs.} = 3{,}05$ ergibt.

Von den vier nach 3 : 1 spaltenden Parzellen sind ja die Zahlen für drei sehr schön, indem $D/m_{abs.}$ 1,0 nicht erreicht. Die vierte, in der Kreuzung 8048 ♀ × 935 hat einen Wert für $D/m_{abs.} = 1{,}58$, was aber bei der Individuenanzahl von 97 keinen Zweifel zulässt, dass die Spaltung eine monohybride ist.

Schliesslich haben wir die 67 nach 9 : 3 : 3 : 1 spaltenden Parzellen. Wie aus Tabelle 3 hervorgeht, haben diese fast alle gute Spaltungszahlen. Eine Ausnahme bildet eine Parzelle der Kreuzung 8047 V ♀ × 945 mit nur 42 Individuen, für die in einem Falle der Wert von $D/m_{abs.} = 3{,}21$ ist. Wahrscheinlich beruht dies aber auf einer Zufälligkeit, die durch die relativ geringe Individuenanzahl bedingt ist. Solche Unregelmässigkeiten sind aber rein statistisch gesehen ab und zu zu erwarten, weshalb die gefundene Abweichung keine grössere Bedeutung hat. In anderen Fällen haben jedoch Parzellen mit noch kleinerer Pflanzenanzahl sichere Werte für $D/m_{abs.}$; so z. B. in der Kreuzung 8043 II ♀ × 966, wo der höchste Wert für $D/m_{abs.} = 0{,}54$ ist, trotzdem dass die betreffende Parzelle nur 26 Individuen hat.

Sind also die Spaltungszahlen der 133 Parzellen in Tabelle 3, mit Ausnahme der zwei erwähnten konstanten mit geringer Individuenanzahl, als sicher zu betrachten, erhalten wir folgende Parzellenverteilung:

TABELLE 4.

	Konstante in Blüten- und Hülsenfarbe	Spaltung 3 : 1 in Hülsenfarbe	Spaltung 3 : 1 in Blütenfarbe	Spaltung 9 : 3 : 3 : 1 in Blüten- und Hülsenfarbe
Gefunden	62	1	3	67
Berechnet nach 63 : 1 : 1 : 63	65,46	1,04	1,04	65,46
$m_{abs.}$	± 5,70	± 1,02	± 1,02	± 5,70
Diff.	− 3,46	− 0,04	+ 1,96	+ 1,54
Diff./$m_{abs.}$	− 0,61	− 0,04	+ 1,93	+ 0,27

Wie ersichtlich, sind die Berechnungen hier mit Bezug auf das im vorigen Abschnitt nachgewiesene Verhalten, dass das Gametenverhältnis der Koppelung 63 : 1 : 1 : 63 (58,67 : 1 : 1 : 58,67) sehr nahe liegt, ausgeführt. Wegen der relativ geringen Parzellenanzahl ist diese Erscheinung zur Feststellung des Koppelungsgrades natürlich nicht so gut geeignet wie das Resultat der Rückkreuzungen. Durch direkte Berechnung des Gametenverhältnisses aus der Parzellenverteilung erhält man näm-

lich folgende Werte: $32{,}25 : 1 : 1 : 32{,}25$. Diese sind sehr unsicher, trotzdem die Werte für $D/m_{abs.}$, wie unten zu sehen, sehr gut sind.

TABELLE 5.

	Konstante in Blüten- und Hülsenfarbe	Spaltung 3 : 1 in Hülsenfarbe	Spaltung 3 : 1 in Blütenfarbe	Spaltung 9 : 3 : 3 : 1 in Blüten- und Hülsenfarbe
Gefunden	62	1	3	67
Berechnet nach $32{,}25 : 1 : 1 : 32{,}25$	64,50	2,0	2,0	64,50
$m_{abs.}$	$\pm 5{,}76$	$\pm 1{,}40$	$\pm 1{,}40$	$\pm 5{,}76$
Diff.	$-2{,}50$	$-1{,}0$	$+1{,}0$	$+2{,}50$
$Diff./m_{abs.}$	$-0{,}43$	$-0{,}71$	$+0{,}71$	$+0{,}43$

Das grösste Interesse erbieten diese Kreuzungen aber nicht durch die Möglichkeit das Gametenverhältnis aus der Parzellenverteilung berechnen zu können, sondern in den erhaltenen Spaltungstypen, vor allem in dem Auftreten von konstanten Parzellen nach Einkreuzung freikombinierender Linien (F-Linien) in die heterozygote K-Linie. Im folgenden Abschnitt wird dieses Verhältnis näher besprochen.

IV. WELCHE SCHLÜSSE KÖNNEN AUS DEN IM VORIGEN ABSCHNITT VORGELEGTEN RESULTATEN GEZOGEN WERDEN?

Das erste Ziel der vorliegenden Untersuchung, das ich mir gestellt habe, ist eine genaue Feststellung des Koppelungsgrades. Durch zahlreiche Rückkreuzungen ist es mir bis jetzt gelungen, eine starke Beschränkung der Möglichkeiten in dieser Hinsicht durchzuführen. Da die Rückkreuzungen nur eine verhältnismässig geringe Anzahl Samen lieferten, mussten um eine zufriedenstellende Individuenanzahl zu erhalten, Massenkreuzungen ausgeführt werden. Dies war umso notwendiger, da das Material sehr leicht von gewissen Pilzkrankheiten (*Fusarium, Peronospora, Ascochyta*) befallen wurde, sodass ein ziemlich hoher Prozent der Pflanzen vor der Samenreife zugrunde ging. Starke Gallmückenangriffe der letzten Jahre haben auch dazu beigetragen, dass von den mehr als 3000 bisher ausgeführten Rückkreuzungen nur 1790 Pflanzen erhalten wurden, wo man doch unter günstigen Bedingungen eine etwa zehnmal grössere Anzahl hätte erhalten können. Eine genaue Feststellung des Gametenverhältnisses

der vorliegenden starken Koppelung ist deshalb bisher nicht möglich gewesen. Das ursprünglich angenommene Gametenverhältnis 63 : 1 : 1 : 63 (HAMMARLUND 1923) stimmt indessen mit dem aus den gefundenen Zahlen 869 : 14 : 16 : 891 berechneten Gametenverhältnis $58{,}_{67} : 1 : 1 : 58{,}_{67}$ so gut überein, dass die beiden Verhältnisse gleich wahrscheinlich sind. In keinem Fall wird nämlich der Wert für D/m_{abs} grösser als 0,6. Dass man nicht ohne weiteres das direkt berechnete Verhältnis gutheissen kann, ist selbstverständlich, da solche Werte mit gewissen Fehlern behaftet sind. Im vorliegenden Falle, wo die Anzahl »Crossing-over»-Individuen so klein ist, kann der Fehler ziemlich gross sein. So würde z. B. schon das Auftreten noch eines einzigen »Crossing-over»-Individuums das Gametenverhältnis auf $56{,}_{76} : 1 : 1 : 56{,}_{76}$, also um 2 Einheiten verschieben. Nur zwei »Crossing-over»-Individuen weniger würden eine Erhöhung auf $62{,}_{85} : 1 : 1 : 62{,}_{85}$ bewirken.

Ist aber das auf Grund der Rückkreuzungen berechnete Gametenverhältnis nicht als sicher zu betrachten, gilt dies ganz natürlich noch mehr für die Berechnung der im Abschnitt III mitgeteilten Verteilung der 133 Parzellen. Dass »a clear 63 : 1 linkage» wie BATESON (1926) meint, vorliegt, ist also durch das mitgeteilte Material noch nicht sicher bewiesen, aber doch keineswegs ausgeschlossen.

Wir wollen nun untersuchen, ob es möglich ist, die an den verschiedenen Spaltungen teilnehmenden Gene zu identifizieren. In Bezug auf die frei kombinierende F-Linie ist ohne weiteres klar, dass die violette Blütenfarbe vom Grundfaktor für Farbe *A* und den Farbenfaktoren *Ar* und *B* bedingt wird (vgl. TEDIN 1920, WELLENSIEK 1925 a, TEDIN, HANS and OLOF, WELLENSIEK 1925). Auch dass die grüne Hülsenfarbe durch den *Gp*-Faktor (vgl. WHITE 1917) verursacht wird, unterliegt keinem Zweifel. Die Kreuzungen mit weissblütigem und gelbhülsigem Erbsenbiotypus ergaben Spaltungen nach 9 : 3 : 3 : 1 (vgl. Pag. 311 und Tabelle 2, Pag. 311), was also beweist, dass die doppeltrezessive Pflanze die Formel *aa Ar Ar BB gp gp* hat. Im Gegensatz hierzu hat dann die F-Linie *AA Ar Ar BB Gp Gp*. Die Allelenpaare von grösstem Interesse sind also *A—a* und *Gp—gp*. Von den anderen Faktoren kann man also absehen.

Wie verhält sich in dieser Hinsicht die gekoppelte Linie? Wir wollen die vier oben Pag. 313 angegebenen Möglichkeiten näher prüfen. Wenn ein Faktor der K-Linie mit dem entsprechenden Faktor der F-Linie als nicht identisch angenommen wird, wird der entsprechende Buchstabe für den angenommenen neuen Faktor in Klammern gesetzt. Wir bekommen dann die folgenden Möglichkeiten:

A.	K-Linie	*aa (AA) Gp Gp*	F-Linie	*AA (aa) Gp Gp*
B.	»	*AA gp gp (Gp Gp)*	»	*AA Gp Gp (gp gp)*
C.	»	*aa (AA) gp gp (Gp Gp)*	»	*AA (aa) Gp Gp (gp gp)*
D.	»	*AA Gp Gp*	»	*AA Gp Gp*

Eine Untersuchung von Fall A zeigt, dass die Kreuzungen in Tabelle 3 in folgender Weise zustande gekommen sind:

[aa (AA) Gp Gp × *aa (aa) gp gp]* × *AA (aa) Gp Gp* oder

aa (Aa) Gp gp × *AA (aa) Gp Gp*. Wir haben also folgende Möglichkeiten von Zygotenbildung:

$$\left.\begin{array}{l} a\,(A)\,Gp \\ a\,(a)\,Gp \\ a\,(A)\,gp \\ a\,(a)\,gp \end{array}\right| \times A\,(a)\,Gp$$

Daraus können folgende Zygotenkombinationen erhalten werden. 1. *Aa (Aa) Gp Gp*; 2. *Aa (aa) Gp Gp*; 3. *Aa (Aa) Gp Gp*; 4. *Aa (aa) Gp Gp*, die alle violette Blüten und grüne Hülsen haben müssen, was auch in F_1 dieser Kreuzung gefunden worden ist.

In F_2 sind von den vier verschiedenen Heterozygoten folgende Spaltungen zu erwarten.

1. 15 : 1 (violette : weisse Blüten, alle mit grünen Hülsen).
2. 3 : 1 (» » » » » » »).
3. 45 : 15 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).
4. 9 : 3 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

Im Fall B werden wir in gleicher Weise folgende Zygoten erwarten: 1. *AA Gp gp (Gp gp)*; 2. *AA Gp gp (gp gp)*; 3. *Aa Gp gp (Gp gp)*; 4 *Aa Gp gp (gp gp)*, die alle violette Blüten und grüne Hülsen haben müssen und in F_2 folgende Spaltungen ergeben.

1. 15 : 1 (grüne : gelbe Hülsen, alle mit violetten Blüten).
2. 3 : 1 (» » » » » » »).
3. 45 : 15 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

4. 9 : 3 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

In gleicher Weise erhält man im Fall C folgende Zygoten:

1. *Aa* (*Aa*) *Gp gp* (*Gp gp*); 2. *Aa* (*aa*) *Gp gp* (*Gp gp*); 3. *Aa* (*Aa*) *Gp gp* (*gp gp*); 4. *Aa* (*aa*) *Gp gp* (*gp gp*), alle mit violetten Blüten und grünen Hülsen. Hier sind folgende Spaltungen zu erwarten:

1. 225 : 15 : 15 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).
2. 45 : 15 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).
3. 45 : 3 : 15 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).
4. 9 : 3 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

Im Fall D endlich erhält man folgende Zygoten:

1. *AA Gp Gp*; 2. *Aa Gp Gp*; 3. *AA Gp gp*; 4. *Aa Gp gp* und F_2 gibt folgende Spaltungen: 1. Konstant (violette Blüten, grüne Hülsen); 2. 3 : 1 (violette : weisse Blüten, alle mit grünen Hülsen); 3. 3 : 1 (grüne : gelbe Hülsen, alle mit violette Blüten); 4. 9 : 3 : 3 : 1 (violette Blüten, grüne Hülsen : violette Blüten, gelbe Hülsen : weisse Blüten, grüne Hülsen : weisse Blüten, gelbe Hülsen).

In den Fällen A, B und C wird selbstverständlich vorausgesetzt, dass die hypothetischen Gene unabhängig von einander spalten und alle freie Kombination zeigen. Werden Koppelungen angenommen, werden natürlich die Spaltungszahlen je nach dem Koppelungsgrad verschoben.

Ein Vergleich der oben besprochenen vier Möglichkeiten mit den im Abschnitt III (Tabelle 3) mitgeteilten, gefundenen Resultaten zeigt, das wir hier mit dem Fall D zu tun haben. Hier haben also 62 Parzellen den Typus *AA Gp Gp*; 3 den Typus *Aa Gp Gp*; 1 den Typus *AA Gp gp* und 67 den Typus *Aa Gp gp*. Die gefundene Parzellenverteilung ist ganz natürlich vom Grade der Koppelung direkt abhängig. Bei Voraussetzung eines Gametenverhältnisses von 63 : 1 : 1 : 63 in der K-Linie wird bei Einkreuzung der homozygotischen F-Linie (Gameten-

verhältnis 1 : 1 : 1 : 1) dann in der heterozygotischen K-Linie in F_2 die Parzellenverteilung 62 : 1 : 3 : 67 gegenüber erwartet 63 : 1 : 1 : 63 gefunden. Die Abweichungen sind schon oben besprochen worden. Wir haben also in den gefundenen Spaltungstypen einen Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür erhalten, *dass der Grundfaktor für Blütenfarbe A und der Faktor für grüne Hülsenfarbe Gp beide in der K-Linie und in der F-Linie identisch sind,* und dass wir hier den interessanten Fall vor uns haben, wo die gleichen Gene im einen Fall Koppelung und im anderen freie Kombination zeigen.

Wie gesagt gilt dieser Schluss wenn man voraussetzt, dass die angenommenen Faktoren *A*, (*A*), *Gp* und (*Gp*) nicht gekoppelt sind. Bei stärkerer oder schwächerer Koppelung bekommen wir ja dieselben Spaltungstypen. Doch werden natürlich die Spaltungszahlen je nach der Stärke der angenommenen Koppelungen verschoben. Wir bekommen aber niemals konstante Parzellen, wenn man nicht eine absolute Koppelung annimmt. In diesem letzten Fall bekommen wir gewiss dieselben Spaltungen wie im oben besprochenen Fall D, was aber keineswegs beweist, dass es sich um mehrere absolut gekoppelte Faktoren handelt. Eine solche Hypothese kann ja auch keine Klarheit darüber bringen, dass wir im einen Fall Koppelung zwischen *A* und *Gp* haben und im anderen nicht. Es scheint mir deshalb am einfachsten anzunehmen, dass die Faktoren *A* und *Gp* in der K- und F-Linie identisch sind.

Es bleibt nun, meiner Meinung nach, nur mehr eine Möglichkeit übrig, nämlich einen Faktor *K* anzunehmen, der entweder eine Koppelung auslöst oder verhindert. Wenn man annimmt, dass *K* die freie Kombination, *k* die Koppelung verursacht, erhalten wir die folgenden Formeln: K-Linie *AA Gp Gp kk*, F-Linie *AA Gp Gp KK* und für die doppeltrezessive Linie *aa gp gp KK*. Bei dieser Annahme ist es ohne weiteres klar, dass eine Kreuzung *AA Gp Gp KK* × *aa gp gp KK* in F_2 eine Spaltung 9 : 3 : 3 : 1 ergeben muss. Die Resultate der Kreuzungen in Abschnitt 3 vom Typus [*AA Gp Gp kk* × *aa gp gp KK*] × × *AA Gp Gp KK* oder *Aa Gp gp Kk* × *AA Gp Gp KK* stimmen ja auch sehr gut mit einer solchen Theorie, denn in F_2 müssen die gefundenen Spaltungstypen konstante, 3 : 1, 3 : 1, und 9 : 3 : 3 : 1 entstehen. Da alle Pflanzen *KK* und *Kk* haben, ist es selbstverständlich — voller Dominanz vorausgesetzt — dass im letzten Spaltungstypus nur 9:3:3:1 und keine Parzellen mit Koppelung auftreten.

Erst wenn wir K-Linie × Doppeltrezessive kreuzten, stiessen wir auf Schwierigkeiten. Nach Kreuzung von *AA Gp Gp kk* × *aa gp gp KK*

ist in F_2 in Bezug auf freie Kombination und Koppelung eine Spaltung in 3 : 1 zu erwarten. Es wurden aber nur Parzellen mit Koppelung gefunden (vgl. HAMMARLUND 1923). Dies kann nur so erklärt werden, dass *k* selbst mit *A* gekoppelt ist. Diese Erklärung kann möglicherweise richtig sein; sichere Schlüsse über das Verhalten des angenommenen Gens *K* können aber aus den vorgelegten Resultaten nicht gezogen werden, weshalb es am besten sein dürfte, die Frage bis auf weiteres offen zu lassen. Ich hoffe jedoch das Problem innerhalb weniger Jahre endgültig lösen zu können. Schon 1926 sind nämlich eine grosse Anzahl Kreuzungen K- × F-Linie ausgeführt worden. Da in diesen beiden Linien die Gene *A* und *Gp* identisch sind, erhält man in F_2 phänotypisch gesehen keine Spaltung. Wenn das Gen *K* wirklich existiert, muss doch eine nicht wahrnehmbare Spaltung in Bezug auf *K* und *k* auftreten. Wenn nun eine grössere Anzahl F_2-Individuen mit Doppeltrezessiven gekreuzt wird, sind in F_2 dieser neuen Kreuzungen teils frei kombinierende, teils gekoppelte Parzellen zu erwarten. Auf einem anderen Wege kann das Ziel vielleicht schon ein Jahr vorher erreicht werden. Neue 1926 ausgeführte Kreuzungen K-Linie × Doppeltrezessive werden, wie ich hoffe, in F_3 die gleiche Antwort geben, indem auch hier, wenn das oben besprochene Gen *K* wirklich besteht, teils frei kombinierende, teils gekoppelte Parzellen auftreten müssen. Auch in diesem Fall ist es möglich festzustellen, ob *K* mit anderen Genen gekoppelt ist.

Der Gedanke, die Variabilität der Koppelungswerte durch das Vorhandensein eines Koppelungsgens zu erklären, ist nicht neu. Auch für mein Material hat z. B. HERZBERG-FRÄNKEL (1925) eine solche Erklärung als möglich angenommen, und glaubt, dass man in dem Falle wo ich zwischen *A* und *Gp* freie Kombination angenommen habe, eine lose Koppelung voraussetzen muss. Eine solche Voraussetzung ist unzweifelhaft notwendig wenn man sich der MORGANschen Chromosomentheorie ohne Vorbehalt anschliessen will, was nunmehr offenbar die meisten Genetiker tun. Darin liegt aber meiner Ansicht nach eine grosse Gefahr. Die Chromosomentheorie ist allerdings eine ausserordentlich sinnreiche Arbeitshypothese, mit deren Hilfe ein wunderschönes Gebäude aufgeführt worden ist. Es scheint mir jedoch, als hätte man hierbei vergessen, dass diesem Gebäude das Fundament noch fehlt. Das Fundament besteht in einem wirklichen Nachweis des Austausches von Chromosomenstückchen. Dass Chromosomen einander oft umschlingen bildet in dieser Hinsicht keinen Beweis. Das Umschlingen allein ist ja mit einem Austausch nicht identisch. Niemand

dürfte wohl auf den Gedanken kommen, dass zwischen der Stangenbohne und ihrer Stütze ein Austausch von Teilen stattfindet, oder dass zwei Personen die sich gegenseitig umarmen ihre Arme austauschen. Es wundert mich sehr, dass nicht anstatt einer ganz mechanischen Transplantation von »loci», der alte Gedanke, der die Gene als chemische Individuen betrachtet, weiter ausgebaut worden ist. Dann könnte man mit schon bekannten Naturgesetzen arbeiten und von der Annahme hypothetischer Naturkräfte zur Erklärung des mechanischen Austausches von Chromosomenstückchen Abstand nehmen. Übrigens nimmt nunmehr selbst MORGAN (1926) an, dass die Gene vielleicht mit Molekülen identisch sind, was vielleicht zu weit gegangen sein dürfte. Es ist nicht meine Absicht hier eine neue auf chemisch-physikalische Gesetze basierte Spekulationshypothese aufzustellen, dazu wissen wir über den Chemismus der Chromosomen zu wenig. Wenn man annimmt, dass alle Vorgänge in den Pflanzen von Katalysatoren, Enzymen dirigiert werden (mehrere solche sind ja bekannt) und voraussetzt, dass diese Enzyme bei der Befruchtung, bei der Vereinigung von männlichen und weiblichen Substanzen synthetisiert werden, sind keine grösseren Schwierigkeiten zur chemischen Erklärung des ganzen Verlaufes vorhanden.

Wenn wir verschiedene chemische Individuen, die sich so zueinander verhalten wie z. B. Wasser, Alkohol, Äther und Öl, mengen, so können wir auf diesem Wege unter bestimmten Druck und Temperatur eine ganze Reihe von bestimmten Mischungen herstellen. Aus der Zusammensetzung einer Schicht kann dann auf die der übrigen geschlossen werden. Ein Analogon hierzu können wir in der Chromosomenkarte erblicken. Dies stellt natürlich eine reine Spekulation dar, der wegen des Mangels an Beweisen, was auch für die Chromosomentheorie gilt, jedes Fundament fehlt und es ist auch nicht meine Absicht diese hier weiter zu entwickeln. Bei Annahme einer solchen Theorie kann man sich indessen sehr wohl freie Kombination im Gegensatz zu Koppelung vorstellen, denn ein chemisches Individuum kann im einen Milieu anders reagieren als in einem anderen.

Oben habe ich vorläufig angenommen, dass der Faktor *K* die Koppelung verhindert, welche daher nur dann zum Vorschein kommt, wenn der genannte Faktor rezessiv, d. h. *k* ist. Zur Begründung einer solche Annahme kann eigentlich nur angeführt werden, dass die Koppelung relativ selten aufzutreten scheint. Im Abschnitt II habe ich nachgewiesen, dass 20 verschiedene Erbsenbiotypen, welche alle in Hinsicht auf Blüten- und Hülsenfarbe die Formel *AA Gp Gp* haben,

in F_2 freie Kombination zeigten, wenn sie mit der doppeltrezessiven Linie *aa gp gp* gekreuzt wurden. Zu diesen kommen nun die weiteren vier in Abschnitt III behandelten Biotypen 393 I, 834, Mon. I und R. Sv. I, welche, mit heterozygoten K-Linie gekreuzt, in F_2 die Spaltung 9 : 3 : 3 : 1 ergaben, also keine Koppelung zeigten. Dies beweist aber, dass auch diese Biotypen bei Kreuzung mit doppeltrezessiven freie Kombination ergeben müssten. Insgesamt wurden also 24 freikombinierende Linien gegenüber einer mit Koppelung vorgefunden, weshalb ich mit einigen Recht annehmen kann, dass *K* die Koppelung verhindert„ während *k* sie auslöst. Ich hoffe, dass auch dieser Punkt bei fortgesetzten Untersuchungen klargelegt werden wird.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1926. Segregation. Journ. of Genetics, Vol. 16.
2. HAMMARLUND, C. 1923. Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. Hereditas, Bd. IV.
3. HERZBERG-FRÄNKEL, O. 1925. Faktorenkoppelung bei Pflanzen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 38.
4. JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. Jena.
5. KAPPERT, H. 1924. Über die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei Erbsen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 36.
6. MENDEL, G. 1865. Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. d. Naturf. Vereins in Brünn, Bd. IV.
7. MORGAN, TH. H. 1926. The theory of the gene. New-Haven (Yale Univ. Press).
8. TEDIN, H. 1920. The inheritance of flower colour in *Pisum*. Hereditas, Bd. I.
9. TEDIN, HANS and OLOF, WELLENSIEK, S. J. 1925. Note on the symbolization of flower-colour factors in *Pisum*. Genetica, Bd. 7.
10. TSCHERMAK, E. VON. 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen usw. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 7.
11. WELLENSIEK, S. J. 1925 a. Genetic monograph of *Pisum*. Bibliographia genetica, Deel II. 's-Gravenhage, Martinus Nijhoff.
12. — 1925 b. *Pisum*-Crosses I. Genetica, Bd. 7.
13. WHITE, O. 1917. Inheritance studies in *Pisum* IV: Interrelation of the genetic factors of *Pisum*. Journ. of agric. research, Vol. XI.
14. VILMORIN, PH. DE. 1911. *Pisum* (pag. 51). IV. Conf. int. Génetique, Paris.

THE CHROMOSOME NUMBERS OF SOME FLOWERING PLANTS

BY *K. TJEBBES*

INSTITUTION FOR SUGARBEET RESEARCH, HILLESHÖG, LANDSKRONA (SWEDEN)

IN connection with genetical work at this Institution I found it necessary to investigate the cytology of the species used. Thus I was able to count the chromosomes of a number of plants. Some of these chromosome numbers are not yet published. In this short article I cannot enter into cytological details, but I think it worth while to communicate these new chromosome numbers, as they may probably be of some use to other scientists.

Phacelia tanacetifolia BENTH. N = 9; Fig. 1, *a* & *b*.

Portulacca grandiflora LINDL. N = 9; Fig. 2, *a*, *b* & *c*.

Delphinium cardiopetalum L. N = 8, as in many other species of this genus (TJEBBES 1927, LANGLET 1927). The two large chromosomes known from *D. Consolida, D. Ajacis* and *D. nudicaule* are easily recognized, see Fig. 3, *a* & *b*. Here also one of the large pairs is U- or nearly O-shaped and very conspicuous.

Atriplex hortensis L. N = 9, as in the majority of the Chenopodiaceae hitherto investigated. (WINGE 1925). Fig. 4, *a* & *b*.

Geranium pratense L. N = 12. Fig. 5, *a*, *b* & *c*. This number has most probably also been found for *G. pyrenaicum* by HEITZ (1926).

Geranium sylvaticum L. N = 12, as in the foregoing species. The plant whose pollen mother cells were investigated was a white-flowered individual from the province of Dalarne. Fig. 6.

Plantago lanceolata L. N = 6. This is the same number as found for normal *P. major* by EKSTRAND (1918) and myself, and for *P. japonica* by SINOTO (1925). There is, however, also a Japanese form of *P. major* with N = 12, as stated by MIYAKI (ISHIKAWA 1921) and SINOTO. I investigated several forms of *P. lanceolata,* but did not find any variation in this respect. Fig. 7.

Viscaria oculata LINDL. N = 12. Many different forms and hybrids between this species and *V. coeli-rosa* DC. were studied; all of them having 12 chromosomes, as previously found in several other Caryo-

phyllaceae. (BLACKBURN 1924, WINGE 1923, MEURMAN 1925, HEITZ 1926). Fig. 8, *a & b*.

Sidalcea neomexicana A. GRAY. N = 13. Other Malvaceae show different numbers (STENAR 1925), but DENHAM (1924) found N = 13

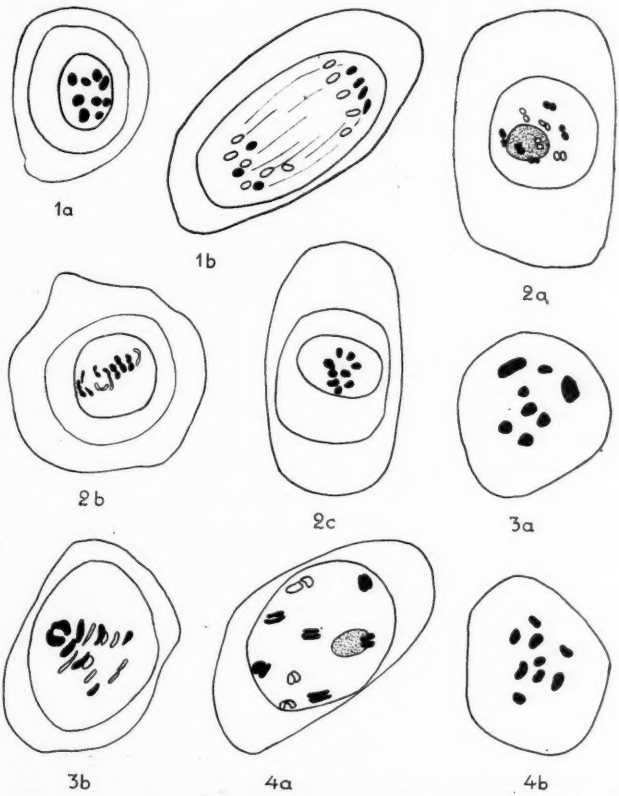


Fig. 1: *Phacelia tanacetifolia, a:* het. metaphase, *b:* anaphase. 2: *Portulacca grandiflora, a:* diakinesis, *b:* early anaphase, *c:* metaphase. 3: *Delphinium cardiopetalum, a:* het. metaphase, *b:* anaphase. 4: *Atriplex hortensis, a:* diakinesis, *b:* het. metaphase. (Figs. 1—3 × 1680; fig. 4 *a* & *b* × 2500).

for the Asiatic *Gossypiums*. Some difficulty was met with in this material, as only late homoeotypic divisions were available. The two spindles are often parallel to each other. In such cases it is, in the anaphase, difficult to discern, to which set the chromosomes belong. The total number of 52 chromosomes is always easily and undubitably established.

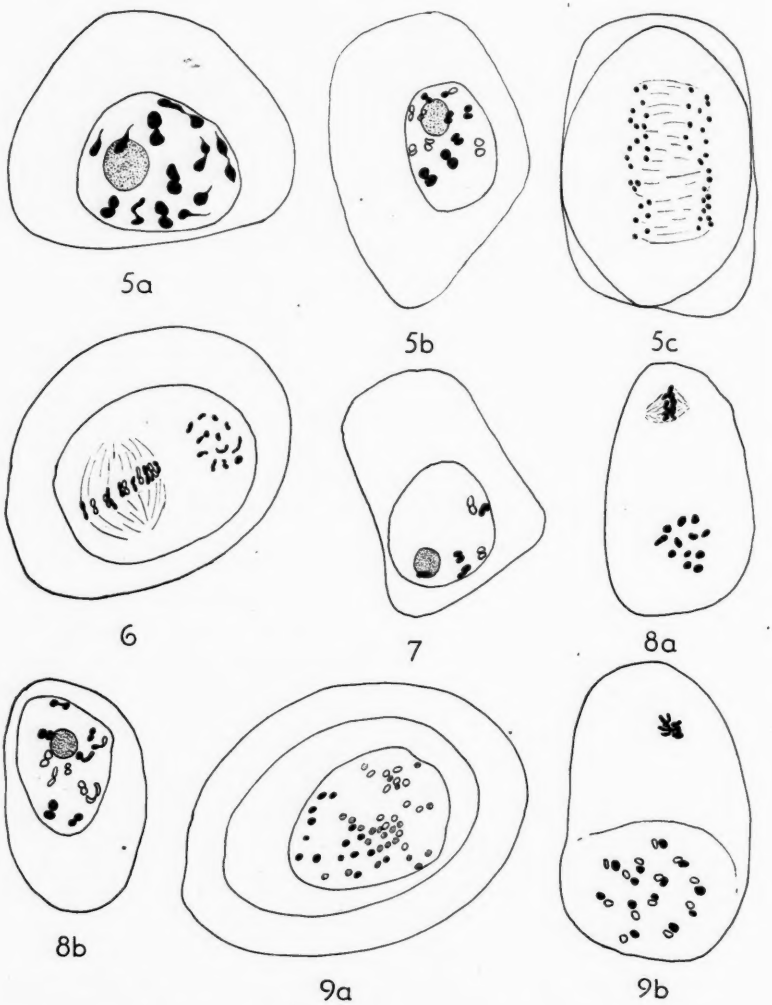


Fig. 5: *Geranium pratense*, *a*, *b:* diakinesis, *c:* somatic mitose. 6: *G. sylvaticum*, hom. meta-anaphase. 7: *Plantago lanceolata*, diakinesis. 8: *Viscaria oculata*, *a:* hom. metaphase, *b:* diakinesis. 9: *Sidalcea neomexicana*, *a:* two parallel spindles in hom. anaphase, *b:* double equatorial disc (early anaphase) in the hom. division. (Fig. 5 *a* & *c* × 2500; fig. 9 *a* × 1000; the other figs. × 1680.)

Fig. 9 *a*. Once I had the good luck to find one spindle aborted and the other showing a good double equatorial disc. Fig. 9 *b*.

In all cases the counting was done in pollen mother cell maturation divisions. The material was fixed in CARNOY'S fluid, imbedded in paraffin, skillfully cut by my assistent H. AF KLINTEBERG on a MINOT-microtome, and stained in haematoxylin. The DELAFIELD method, as modified by the author (TJEBBES 1927), gave the best results, with the exception of *Phacelia,* where HEIDENHAIN's iron-haematoxylin was used. In this species the cytoplasm stains very heavily in all stages after diakinesis.

It may be mentioned, that I found N = 6 in pollen mother cells of *Linaria vulgaris, L. genistifolia, L. Hendersonii, L. repens, L. maroccana, L. dalmatica.* In vegetative mitoses HEITZ (1926), by using his remarkable boiling method, has already counted 2N = 12 in these and other *Linarias.*

LITERATURE CITED.

1. BLACKBURN, K. B. 1924. The Cytological Aspects of the Determination of Sex in the Dioecious Forms of *Lychnis.* Brit. J. of Exp. Biol. No. 1.
2. DENHAM, H. J. 1924. The Cytology of the Cotton Plant. Chromosome Numbers of Old and New World Cottons. The Journal of the Textile Inst. Vol. 15, p. 1496.
3. EKSTRAND, H. 1918. Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago.* Svensk Bot. Tidskr. XII, p. 202.
4. HEITZ, E. 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich, I. Zeitschr. f. Botanik XVIII, p. 625.
5. ISHIKAWA, M. 1921. A List of the Number of Chromosomes. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 35, p. 130.
6. LANGLET, O. F. 1927. Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Svensk Bot. Tidskr. XXI, No. 1.
7. MEURMAN, O. 1925. The Chromosome Behaviour of some Dioecious Plants and their Relatives with Special Reference to the Sex Chromosomes. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. II, p. 1.
8. SINOTO, Y. 1925. Notes on the Histology of a Giant and an Ordinary Form of *Plantago.* Bot. Mag. Tokyo. Vol. 39, p. 159.
9. STENAR, H. A:SSON. 1925. Embryologische Studien I. Zur Embryologie einiger Columniferen. Diss. Uppsala.
10. TJEBBES, K. 1927. The Chromosomes of three *Delphinium*-Species. Hereditas X, p. 160.

11. WINGE, Ø. 1923. On Sex Chromosomes, Sex Determination and Preponderance of Females in some Dioecious Plants. Comp. Rend. Trav. Lab. Carlsberg. Vol. 15, p. 1.

12. — 1925. Contributions to the Knowledge of Chromosome Numbers in Plants. La Cellule, Vol. Jubilaire V. GRÉGOIRE, p. 306.

VERERBUNGSBIOLOGISCHE STUDIEN ÜBER HEMIPTERA-HETEROPTERA

I. GERRIS ASPER FIEB.

VON *TORE EKBLOM*
STATENS BAKTERIOLOGISKA LABORATORIUM, STOCKHOLM

EINLEITUNG.

DIE Untersuchungen über den Polymorphismus der Flügel, die in dieser Arbeit behandelt sind, wurden im Jahre 1921 gleichzeitig mit den morphologisch-biologischen Studien über Hemiptera-Heteroptera begonnen. Letztere sind schon früher in einem anderen Zusammenhang veröffentlicht worden. Niemand, der sich mit den Hemipteren näher beschäftigt hat, konnte den bei dieser Insektengruppe so häufig vorkommenden Flügelpolymorphismus übersehen. Doch hat sich nur eine geringe Anzahl Forscher mit dieser Frage eingehender beschäftigt. Unter diesen nimmt POISSON eine Sonderstellung ein, indem er experimentell und anatomisch Erklärungsgründe dieser Erscheinung zu finden versucht hat. Auch innerhalb anderer Insektengruppen hat dieser Flügelpolymorphismus zu Untersuchungen angeregt, die einige wertvolle Resultate ergeben haben. Das Problem ist indessen von so komplizierter Beschaffenheit und muss von so vielen Seiten beleuchtet werden, dass weitere Untersuchungen hierüber nötig sind.

Die vorliegende Arbeit behandelt das Problem teils vom Gesichtspunkt der Vererbung, wobei jedoch infolge der sehr komplizierten Spaltungsverhältnisse bisher nur die allgemeinsten Züge erklärt werden können, teils vom biologischen Gesichtspunkt, wobei der Einfluss der äusseren Faktoren auf die verschiedenen Flügeltypen studiert wird.

Für die wertvolle Hilfe, die mir von Professor NILS VON HOFSTEN zuteil geworden ist, spreche ich meinen Dank aus.

Bei *Gerris asper* können hinsichtlich der Flügel drei verschiedene Formen unterschieden werden.

1. Eine langflügelige Form (= *forma macroptera*) mit zwei Paar gut ausgebildeter Flügel. Ihre Farbe ist schwarz-braun mit helleren Partien auf dem Thorax. (Fig. 1).

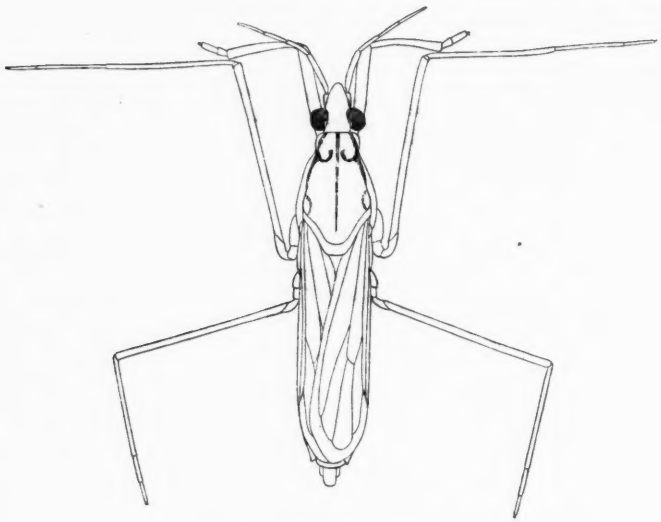


Fig. 1. *Forma macroptera.*

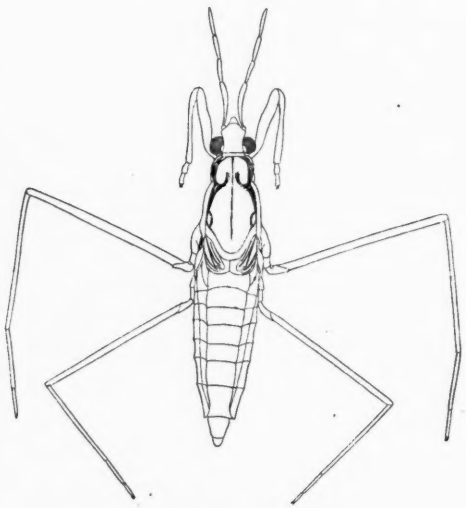


Fig. 2. *Forma microptera.*

2. Eine kurzflügelige Form (= *forma microptera*) mit verkürzten Deck- und Flugflügeln, die ungefähr bis zum ersten Abdominalseg-

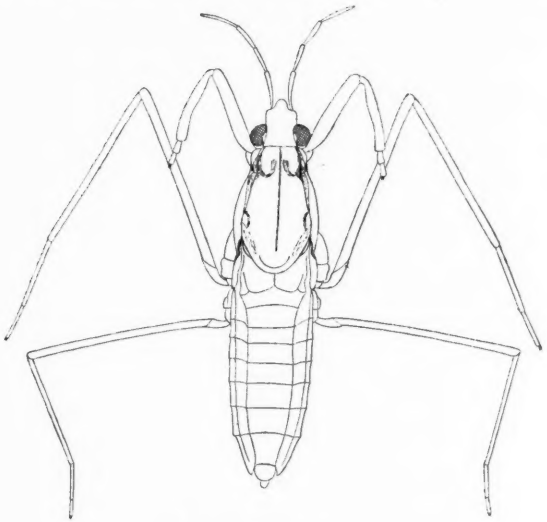


Fig. 3. *Forma aptera.*

mente reichen. Die Farbe ist dunkler als die der vorhergehenden, beinahe schwarz, obwohl mit helleren ins Bräunliche spielenden Partien auf der Oberseite des Thorax. (Fig. 2).

3. Eine flügellose Form (= *forma aptera*), bei der die Aussenkanten der Deckflügel nur bei näherer Prüfung an den Seiten des hinteren Teils des Scutellums unterschieden werden können. (Fig. 3). Wird indessen dieser hintere Teil des Scutellums wegpräpariert, so werden die Flügel, sowohl die Deck- wie die Flugflügel, als kleine Stummel sichtbar. (Fig. 4). Die Farbe ist wie bei der vorigen (= *forma microptera*). Der Thorax ist bei dieser Form breiter aber platter als bei den vorigen, vor allem im Vergleich mit *forma macroptera.*

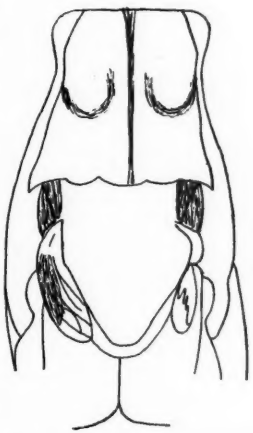


Fig. 4. Thorax eines Weibchens von *forma aptera* mit wegpräpariertem Scutellum.

Diese verschiedene Formen haben glei-

ches Vorkommen und gleiche Nahrung. Hinsichtlich der Biologie und Anatomie von *Gerris asper*, siehe EKBLOM (1926).

VERERBUNGSUNTERSUCHUNGEN.

Um zu ermitteln, wie die Flügellänge sich in erblicher Hinsicht verhält, führte ich einige Kreuzungen zwischen den verschiedenen Typen aus, die jedoch, infolge der Schwierigkeiten sie zu überwintern, sich nur einmal zur F_2-Generation entwickelten. Infolge dieser Schwierigkeiten konnten nur die am meisten in die Augen fallenden Züge erklärt werden, während die näheren Details weitere Studien erfordern.

Bei den Untersuchungen wurden die Exemplare im Frühjahr oder Vorsommer gefangen und während der ersten Zeit in Glasgefässen jedes für sich gehalten. Dabei hatte man Gelegenheit zu beobachten, dass die Weibchen vorher nicht befruchtet waren. Durch das Halten der gefangenen Weibchen während einiger Tage in der Wärme bei reichlicher Nahrung lässt sich in kurzer Zeit konstatieren, ob eine Befruchtung stattgefunden hatte. Ein befruchtetes Weibchen beginnt schon einige Stunden nach der Paarung in grosser Anzahl Eier zu legen, während die unbefruchteten erst nach einigen Tagen ein oder ein paar Eier legen, die sich jedoch nicht entwickeln.

Die Paarung geht sehr leicht vor sich, und die verschiedenen Formen kreuzen sich mit einander. SAHLBERG (1920) hat dieses auch in der Natur beobachtet. Er sagt: »In den südlichen Gegenden kommen *forma macroptera* und *forma aptera* oft zusammen vor und man sieht sie auch in Copulation, bei welcher teils das Männchen, teils das Weibchen flügellos ist.»

Im Jahre 1924 — Mitte Mai — wurden in Uppsala Kreuzungen zwischen Individuen, die in verschiedenen Gegenden gesammelt worden waren, unternommen. Im folgenden wird bezeichnet: Die langflügelige Form mit *ma* (= *macroptera*), die kurzflügelige mit *mi* (= *microptera*) und die flügellose mit *a* (= *aptera*). Diese Bezeichnungen sind PENEAU (1905) entnommen.

Die erste Kreuzung ergab folgendes:

1924. I. *P* ♀ *a* × ♂ *a*

F_1 5 *ma*.

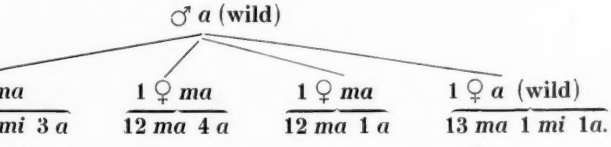
Die zweite Kreuzung 1924 II zwischen ♀ *mi* und ♂ *ma*, die zur gleichen Zeit vorgenommen wurde, ergab in der F_1-Generation 15 *ma*.

Von dieser zweiten Kreuzung, die zur Überwinterung behalten wurde, lebten bis zum folgenden Frühjahr (1925) 4 langflügelige

Weibchen. Von diesen starb jedoch eines später. Es war also nötig ein Männchen von draussen herbeizuschaffen, und ein solches wurde aus der Umgebung von Stockholm nebst einem unbefruchteten Weibchen (*aptera*) erhalten. Dasselbe Männchen wurde zur Befruchtung von vier Weibchen benutzt. Wenn wir also von der *P*-Generation, d. h. der zweiten Kreuzung im Jahre 1924 ausgehen, wird folgendes Resultat erhalten:

1924. II. *P* ♀ *mi* × ♂ *ma*
F$_1$ 15 *ma*

von denen 12 starben und 3 überlebten:



Infolge allzu trockenen Überwinterungsplatzes starben alle F_2-Individuen bis zum nächstfolgenden Frühjahr. Während des folgenden Frühjahres und Sommers wurden infolge anderer Beschäftigungen nur zwei kleinere Versuche mit Formen, die Ende Mai gefangen worden waren, unternommen. Zufolge mangelhafter Aufsicht starben teils die Larven, teils frassen sie sich gegenseitig auf.

1926. I. *P* ♀ *ma* × ♂ *a*
F$_1$ 1 ♂ *a* 1 ♀ *a*.

1926. II. *P* ♀ *a* × ♂ *ma*
F$_1$ 1 ♂ *ma*.

Auch diese konnten nicht überwintern. Im Frühjahr 1927 wurde die Paarung nochmals vorgenommen. Ich dachte besonders an die Kreuzungen *ma* × *ma* und *mi* × *mi*. Leider konnte in der Umgebung von Stockholm beinahe nur *forma aptera* angetroffen werden und nur einige Exemplare von *forma macroptera*. Die Ursache hierzu wird näher im späteren Zusammenhang behandelt werden. Ich war also hauptsächlich auf die *aptera*-Formen angewiesen. Bei diesen Paarungen wurden Ausschlüpfungszeit und Geschlecht genau notiert. Am 22. März wurde ein Weibchen *a* gefangen und einige Tage später wurde ein *a*-Männchen zu demselben gebracht. Das Resultat der Kreuzung war:

1927. I. *P* ♀ *a* × ♂ *a*
F$_1$ 17 *a*.

Diese 17 flügellosen Individuen verteilten sich hinsichtlich Aus-

schlüpfungszeit und Geschlecht wie folgt: 1 ♀ $^{25}/_{5}$, 1 ♂ $^{28}/_{5}$, 1 ♂ $^{1}/_{6}$, 1 ♂ $^{3}/_{6}$, 2 ♀♀ $^{14}/_{6}$, 1 ♀ $^{16}/_{6}$, 1 ♂ $^{20}/_{6}$, 2 ♂♂ 1 ♀ $^{26}/_{6}$, 2 ♂♂ 2 ♀♀ $^{1}/_{7}$, 1 ♂ 1 ♀ $^{10}/_{7}$.

Am 22. 4. wurden zwei Macropteraexemplare gefangen, ein ♂ und ein ♀, und wurden nach Kontrolle des Weibchens in ein Glasgefäss gebracht. Sie paarten sich oft, aber das Weibchen legte trotzdem nur eine sehr geringe Anzahl Eier, die sich niemals entwickelten. Das eine oder die beiden Tiere mussten deshalb steril gewesen sein.

1927. II. *P* ♀ *ma* × ♂ *ma*

F$_1$ 0.

Am 8. 6. wurden aus Nacka ein ♂ und ein ♀ genommen, beide *aptera*. Nach Kontrolle des Weibchens paarten sie sich. Das Resultat war:

1927. III. *P* ♀ *a* × ♂ *a*

F$_1$ 4 *ma* 2 *a*.

Diese *F*$_1$-Tiere verteilten sich in folgender Weise:

1 ♀ *a* $^{17}/_{7}$, 1 *ma* $^{18}/_{7}$, 1 ♀ *ma* $^{19}/_{7}$, 1 ♀ *a* $^{20}/_{7}$, 1 ♂ *ma* $^{22}/_{7}$, und ausserdem eine Larve im letzten Stadium mit Anlage vollständiger Flügel.

Die bemerkenswertesten Resultate, die aus allen diesen Kreuzungen hervorgingen, sind, dass bei Kreuzungen zwischen *forma ma* und *a*, in den Nachkommen *ma* immer in viel grösserer Anzahl auftritt als die Form *a* (die Kreuzung 1926 I ergab eine zu geringe Anzahl von *F*$_1$-Tiere, um aus dieser einen Schluss ziehen zu können) und manchmal bekommt man nur *ma*. Es ist sogar häufig, dass bei den Nachkommen die Form *ma* an Anzahl überlegen ist auch bei Paarungen der *a*-Formen unter sich. Indessen kommen die beiden Formen an Anzahl viel öfter als die *mi*-Formen vor, die selten auftreten.

Die gegenseitigen Verhältnisse der Vererbungsfaktoren scheinen sehr kompliziert zu sein. In einem Falle (1925) sehen wir, dass die Nachkommen des flügellosen Weibchens sich in ungefähr derselben Weise wie die der langflügeligen verteilen, trotzdem das Männchen (es handelte sich um das gleiche Tier) eine *aptera*-Form ist. Ferner haben 2 *aptera*-Kontrahenten (♂ *a* × ♀ *a*) 1) nur langflügelige (1924 I), 2) langflügelige in grösserer Anzahl als *aptera* (1925, 1927 III) und 3) nur *aptera* (1927 I) hervorbringen können.

Poisson (1924) der ein ähnliches Verhalten bei *Gerris lacustris* fand, von welcher Art er die Formen *ma* und *br* (*brachyptera*) untersuchte, sagt: »Aussi, on peut concevoir qu'il se rencontre dans la nature des macroptères dont la morphologie alaire soit celle de brachyptères. Ils seront dont catalogués *a priori* comme des *Br.*, jusqu'à ce que leur

croissement ait permit de mature en évidence que ce sont de »faux *Br.*». Cette manière de voir sera du reste confirmée par les resultats des croissements entre formes *Ma.*

L'interprétation des résultats de certains élevages de *Br.* nous a permis d'admettre que chez *L.*[1] *lacustris* le brachyptérisme est dominant sur le macroptérisme: c'est-à-dire que les »vrais brachyptères» ont pour formulé $\frac{Br}{Ma}$. Il etait donc tout indique de realiser le croissement brachyptère × macroptère pour verifier, en quelque sorte, cette façon de voir. Les résultats a prévoir sont des *Br.* et de *Ma.*»

Durch Kreuzung eines Weibchens, das von *Ma*-Formen abstammt, mit einem Männchen der *Br*-Formen erhielt er 8 *Ma* : 6 *Br* = = 1 *Br* : 1,3 *Ma.*

Nach seiner Ansicht, sollte das ♀ *a* (wild) 1925 ein »faux *a*» sein, da es nach Paarung mit demselben ♂ *a* ungefähr dieselben Nachkommen ergab wie die drei *ma* ♀♀. Wie aus dem Vorgehenden ersichtlich ist, war die einzig vorgenommene Kreuzung *ma* × *ma* (1927 II) nicht gelungen. Es kann indessen von Interesse sein die Resultate, die POISSON bei Kreuzungen von *ma* × *ma* betreffs *G. lacustris* erhielt, anzuführen. Er schreibt:

»1^er^ couple A (♂ et ♀ sont d'origine sauvage). 30 descendants A_1, tous *Ma.* Ces *Ma.* A_1, croissés ensemble, ont donné des *Ma.* A_2.

2^e^ couple B (♂ et ♀ descendants de *Br.*), 25 descendants B_1, tous *Ma.* Ces *Ma.* B_1, croissés ensemble, ont donné des *Ma.* B_2.

3^e^ couple C (♂ descendant de *Ma.*, ♀ descendante *Br*). 33 descendants, tous *Ma.* Ces *Ma.* C_1, croissés ensemble, ont donné des *Ma.* C_2.

4^e^ couple D (♂ et ♀ d'origine sauvage). 53 descendants, dont 49 *Ma.* et 4 *Br.* Les *Ma.* D_1 croissés ensemble, ont donné des *Ma.* D_2. Les *Br.* D_1, croissés ensemble, ont également donné des *Ma.* D_2. Ces *Ma.* D_2, croissés ensemble ont donné des *Ma.* D_3.»

Wie ersichtlich, wurden mit einer Ausnahme von *ma*-Formen nur *ma*-Nachkommen erhalten, unabhängig davon, ob die Eltern, von *ma*- oder *br*-Eltern abstammten. Die Ausnahme zeigt jedoch, dass in selteneren Fällen *br* von reinen *ma*-Eltern abstammen können.

Es ist zweifellos, dass bei den jetzt beschriebenen Spaltungsverhältnisse der verschiedenen Flügeltypen bei *Gerris asper* mehrere Faktoren die Längenverhältnisse der Flügel bedingen. Die Form *ma* hat die Fähigkeit den Faktor oder die Faktoren, die die *a*-Formen bedingen, decken zu können. Es ist klar, dass auch die Form *a* einen

[1] POISSON braucht statt *Gerris lacustris* den Namen *Limnotrechus lacustris.*

oder mehrere Faktoren in sich bergen kann, die bei der Paarung von 2 *a*-Individuen zu *ma*-Individuen führen können. Dass sowohl die *ma*- als die *a*-Formen *mi*-Eigenschaften in sich bergen können, ist deutlich aus der Kreuzung 1924 II und 1925 ersichtlich. Die Natur der *mi*-Formen ist viel dunkler und muss näher studiert werden, ehe etwas sicheres darüber gesagt werden kann.

Indessen zeigt die Untersuchung, wie früher erwähnt wurde, dass bei den Nachkommen die Anzahl der *ma*-Formen immer die der *a*-Formen übertrifft, sowohl bei Kreuzung zwischen *ma* und *a* wie auch manchmal bei der Paarung von reinen *a*-Formen. Die *mi*-Formen kommen bei den Paarungen und Kreuzungen selten vor. Diese Verhältnisse muss man sich bei der folgenden Darstellung stets erinnern. Ich werde dabei zu zeigen versuchen, wie die Formen in der Natur unter Einfluss der äusseren Faktoren verhalten.

DIE UNGLEICHZEITIGKEIT DES AUFTRETENS.

Bei meinen Kreuzungsversuchen zwischen den verschiedenen Formen zeigte es sich, dass der Zeitpunkt für die Einsammlung von Zuchttieren nicht gleichgültig war. Schon im Frühjahr 1924 beobachtete ich diese Erscheinung. In den kleinen Teichen bei den Hügeln bei Lassby in der Umgebung von Uppsala, wo ich mein Material sammelte, traten die verschiedenen Formen während des Frühjahrs und Vorsommers nicht regellos auf. Am frühesten waren die *a*-Formen, die schon im April auftraten, um später Anfang Juni beinahe zu verschwinden. Eine oder ein Paar Wochen nach Auftreten der *forma aptera* zeigte sich das eine oder das andere langflügelige Individuum, worauf diese Form Ende Mai und Anfang Juni (siehe Fig. 5) kulminierte. In meinem Tagebuch steht für den 10 Juni 1924 notiert: »Jetzt sind langflügelige Männchen in grosser Anzahl aufgetreten», woraus ersichtlich ist, dass die Kulmination für *forma ma* in diesem Jahre zu dieser Zeit eintraf. Im Frühjahr 1925 beobachtete ich, dass sowohl in diesen Teichen wie auch in der Gegend von Stockholm die Flügellosen leichter zu Beginn des Frühjahres anzutreffen waren, während die Geflügelten leichter gegen Ende dieser Jahreszeit und zu Beginn des Vorsommers zu erhalten waren. Im Jahre 1926 beobachtete ich dasselbe auch am Nacka-See in der Nähe von Stockholm. Am 11. April wurde das erste Exemplar beobachtet, das ein flügelloses Weibchen war, dem flügellose Individuen in wachsender Anzahl folgten. Dagegen traten erst nach ein Paar Wochen die ersten geflügelten

Exemplare auf. Ende Mai und Anfang Juni war es beinahe unmöglich flügellose Exemplare zu finden. Die Geflügelten dagegen kommen zu dieser Zeit in Massen, wenigstens bis Ende Juni vor, zu welcher Zeit die neue Generation begann fertig zu werden. Auch eine andere Beobachtung wurde von mir gemacht, nämlich die Ungleichzeitigkeit beim Auftreten der Geschlechter, indem die Weibchen immer zuerst erschienen.

Die Reihenfolge des Auftretens der überwinternden Generation im Frühjahr war die folgende: erst flügellose Weibchen, dann flügellose Männchen, darauf geflügelte Weibchen und endlich geflügelte Männchen. Die *mi*-Formen kamen leider in so geringer Anzahl vor, dass es unmöglich war sie zu studieren. Die wenigen Exemplare, die beobachtet wurden, traten in der Mitte der Zeit des Erscheinens der Formen auf.

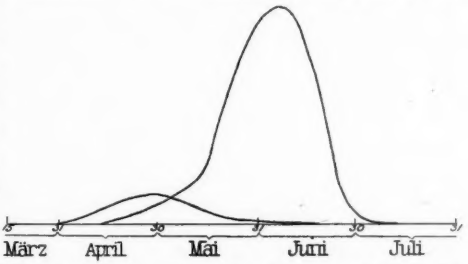


Fig. 5. Kurven über die Ungleichzeitigkeit des Auftretens von *forma aptera* und *forma macroptera* im Frühjahr und Vorsommer.

Da nun mein Interesse für diese Verhältnisse durch mehrfache Beobachtungen erweckt war, beschloss ich durch wiederholte Schätzungen der Individuenanzahl, die zu den verschiedenen Formen gehörten an einem Lokal näheres über die Zeit des Auftretens zu ermitteln. Das Frühjahr 1927 war indessen abnorm kalt mit reichen Niederschlägen. Bemerkenswert war, dass *Gerris asper,* der im vorigen Sommer zahlreich sowohl als lang- wie auch als kurzflügelige Individuen vorkam (nebst einzelnen *mi*-Formen) in diesem Frühjahr stark dezimiert war. Die Dezimierung bezog sich hauptsächlich auf die Anzahl der *ma*-Formen und viel weniger auf die *a*-Formen. (*Mi*-Exemplare wurden von mir nicht beobachtet). Auch betreffs anderer Insekten konnte eine starke Dezimierung durch das ungünstige Frühjahr beobachtet werden. Die Hausfliege *Musca domestica* und die Stechfliege *Stomoxys calcitrans* z. B. wurden beide stark beeinflusst. Die erstere Form war während Mai und Juni beinahe verschwunden und trat während der übrigen Zeit der Vegetationsperiode sehr spärlich auf, die andere war während Mai und Juni spärlich, wurde aber später allgemein. Diese Verhältnisse wurden auch an verschiedenen Stellen des Landes beobachtet.

Während des Frühjahres und Sommers wurden wiederholte

Zählungen der *Gerris asper*-Individuen am nördlichen Ende des Nacka-Sees vorgenommen, und die Anzahl verteilte sich wie in Fig. 6 zu ersehen ist. Dabei bezeichnen die ausgefüllten Kolonnen die Anzahl der *forma a*, die leeren die Anzahl der *forma ma*. Ausser diesen Zählungen wurden die Wasseransammlungen beinahe jeden Tag untersucht, wobei keine wesentlichen Veränderungen der Anzahl beobachtet wurden. Am 23. März wurden drei *a*-Weibchen gefunden, und wie aus der Kurve ersichtlich ist, hat die Anzahl von *aptera*-Formen bis zum 4. Mai zugenommen, wonach sie gegen Anfang Juni schnell abnahmen und dann im Grunde genommen verschwanden. Ein einzelnes verspätetes Weibchen wurde am 3. Juli gefangen. Dagegen ist

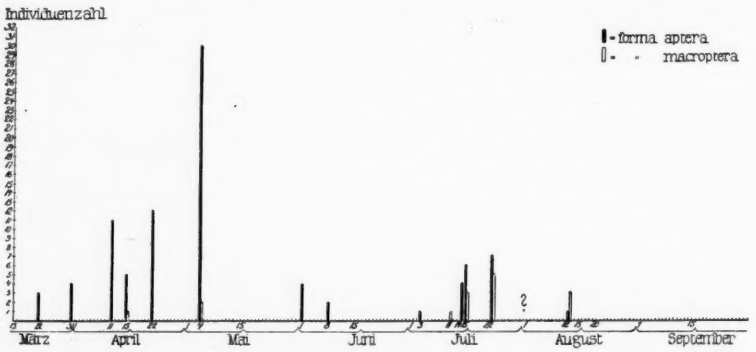


Fig. 6. Graphische Darstellung der Zählungen von *Gerris asper*-Individuen am nördlichen Ende des Nacka-Sees im Frühjahr und Sommer 1927.

ersichtlich, wie stark das kalte und regnerische Frühjahr auf die *ma*-Formen einwirkte. Am 15. April, also mehr als drei Wochen nach dem ersten *a*-Exemplar, trat das erste *ma*-Exemplar auf und nach ihm kamen im ganzen nur drei Exemplare, zwei (ein ♂ und ein ♀) am 4. Mai und eines am 11. Juli. Dass das letztere zu dieser Generation gehörte, ergab sich daraus, dass es in meinem Aquarium Eier legte, aus welchen Larven sich entwickelten, was dartut, dass das Weibchen befruchtet war. Die neue Generation legt nämlich im selben Sommer keine Eier sondern geht bald in die Überwinterung. Daraus geht hervor, dass das gefangene Weibchen nicht zu dieser Generation gehörte.

Die neue Generation begann fertigausbildet Anfang Juli aufzutreten, wenn auch Mengen von Larven, zum grössten Teil in den drei letzten Stadien, beobachtet wurden. Zur Zeit ihrer Reife ($^{23}/_{7}$—$^{12}/_{8}$)

war ich leider verreist, weshalb über Anzahl und Verhältnisse der Langflügeligen und Flügellosen nichts gesagt werden kann. Infolgedessen sind die Kolonnen in jenem Teil der Abbildung, der den Nachsommer darstellt kurz. Würde man nach der Anzahl der Larven, die Mitte Juli beobachtet wurden, urteilen, würden die Kolonnen Anfang August vielfach höher als die höchsten des Frühjahres. Aus den wenigen entwickelten Exemplaren, die ich beobachtete, ging jedoch hervor, dass die Langflügeligen wieder aufzutreten anfingen und zum Schluss in grösserer Anzahl als die flügellosen Individuen. Aus Fig. 6 geht weiter hervor, dass infolge Abwesenheit der Langflügeligen im Vorsommer, die zweite Generation schon Mitte August zur Überwinterung fertig war. Hier kann die Anmerkung gemacht werden, dass das im Sommer ausgebildete Insekt schon nach einigen Tagen in die Überwinterung geht, was ich auch bei meinen Aquariumversuchen beobachtet habe. Dieses ist vom Zeitpunkt des Sommers unabhängig.

Es ist bemerkenswert, dass von den beiden *ma*-Exemplaren, die am 4. Mai gefangen wurden, das Weibchen trotz wiederholter Befruchtung nur eine geringe Anzahl Eier legte, die sich nicht entwickelten (siehe oben). Ob das eine Zufälligkeit war oder ob das eine oder die beiden Tiere vom ungünstigen Frühjahr geschädigt waren, kann natürlich nicht entschieden werden. Eine andere Beobachtung von Interesse war, dass die einzige Paarung zwischen zwei *a*-Formen von der ich nur *a*-Formen bekam aus den frühesten Individuen erhalten wurden. Dies wurde an einem am 22. März gefangenen Weibchen, das von einem einige Tage später gefangenen Männchen befruchtet war, beobachtet. (1927 I). Die andere Paarung, die später zwischen zwei *a*-Kontrahenten vorgenommen wurde, am 8. Juni (1927 III), zeigt dagegen das gewöhnliche Resultat mit überwiegenden *ma*-Exemplaren. Diese Verhältnisse sind wahrscheinlich keine Zufälligkeit, denn die flügellose Form hat natürlich grössere Möglichkeit sich »rein» während des frühesten Frühlings zu erhalten, ehe die Langflügeligen auftreten.

Auch in anderen Gegenden wurden im Jahre 1927 weitere Untersuchungen an *Gerris asper* vorgenommen. Am 2. Juni wurde der nördlich von Stockholm liegende »Bergianische Garten» besucht, wobei in den zahlreichen Teichen eine geringe Anzahl der Flügellosen, dagegen keine Langflügeligen angetroffen wurden. Die Gegend von Örebro wurde am 22. Juni besucht, wobei kein Exemplar der Art gefunden wurde. In diese Zeit fällt in normalen Jahren das Auftreten der langflügeligen Formen.

Ausser diesen Beobachtungen habe ich noch einige über das Auftreten der verschiedenen Flügelformen im nördlichen Schweden gemacht. Die Gegend von Piteå (c:a 65° lat.) wurde 1926 zweimal besucht. Beim ersten Besuch am 12.—25. Mai war die Art nach der Überwinterung noch nicht aufgetreten. Doch begann gerade in diesem Zeitpunkt eine Wärmeperiode, in der, wahrscheinlich kurz nach meinem Besuch, die ersten Individuen erschienen (siehe die Kurve für die Maximumtemperatur von Piteå, Fig. 7). Am 12. Juni, als die Gegend zum zweiten Mal besucht wurde, konnte man die Art ziemlich häufig antreffen. Der erste Fundort, wo sie beobachtet wurden, bestand aus einigen mit Wasser gefüllten Sandgruben neben der Landstrasse. Dort wurden einige 40—50 Exemplare, alle geflügelt, angetroffen. Da mir dieser Umstand, dass nämlich alle geflügelt

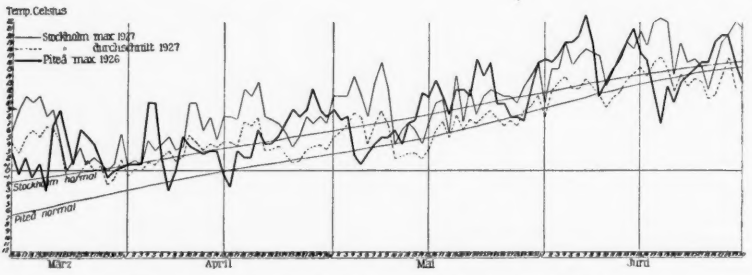


Fig. 7. Temperaturkurven für Stockholm und Piteå.

waren, etwas befremdend erschien, fragte ich an Ort und Stelle nach, wie alt diese Gruben waren. Es zeigte sich, dass diese im vorigen Herbst (1925) gegraben worden waren, um dort groben Sand für die Landstrasse zu entnehmen. Die Tiere mussten also dieses Frühjahr oder möglicherweise im vorigen Herbst dahin gekommen sein, und es ist klar, dass nur die *Gerris*-Individuen, die mit Flügeln ausgerüstet waren, sich dort niederlassen konnten. In einer anderen, älteren Lache, die am Rande der Stadt gelegen war, wurden auch flügellose Formen beobachtet, obwohl sie in Minorität waren. Auch Älvsbyn, ungefähr 60 Kilometer landeinwärts von Piteå, wurde besucht, wobei in einem langsam fliessenden Bach reichlich *Gerris asper*-Individuen angetroffen wurden, die zum grössten Teil der *forma macroptera* angehörten.

Im Jahre 1927 wurde das nordwestliche Lappland (ca. 67° lat.) während der letzten Woche Juli und der ersten August besucht, wobei

Jokkmokk und Rapadalen bei Litnok (ca. 30 Kilometer nördlich von Kvikkjokk) untersucht werden konnten. Hierbei wurde konstatiert, dass *Gerris asper* am weitesten nordwärts in Menge, aber lokal, vorkommt. In mehreren dem Anschein nach geeigneten Wasseransammlungen konnte bei Untersuchung kein Exemplar konstatiert werden. In Jokkmokk wurden am 25. Juli in einer kleinen Waldlache fünf erwachsene Exemplare, alle flügellose, angetroffen. Dagegen beobachtete ich keine Larven. Bei Litnok fand ich sie an zwei Stellen in der Birkenregion. Der eine Fundort bestand aus einer kleinen Lache, in einem Sumpflande, in einem Tal nahe dem Ufer eines Baches unterhalb des Hochgebirges. Hier wurden am 1. August sechs Larven im letzten Stadium gefunden, fünf mit kurzen Flügelscheiden (*forma a*) und eine mit langen Flügelscheiden (*forma ma*). Der andere Fundort, wo sie angetroffen wurden, war ein kleiner von Birken, Weidengebüschen und üppiger Vegetation umgebener Teich im sumpfigen Tal von Rapaälven. Diese Stelle wurde am 27 Juli und auch einige Tage später besucht. Dort kam die Art reichlich vor. Zufolge der sumpfigen Beschaffenheit des Bodens war es schwer den Insekten nahe zu kommen, da sie bei meiner Ankunft nach dem offenen Wasser des Teiches hinstürmten. Zwei Exemplare wurden gefangen, ein Weibchen *a* und eine Nymphe mit langen Flügelscheiden (*ma*). An diesen Stellen beginnt also in den letzten Tagen des Juli die neue Generation sich fertig auszubilden. Ich sah indessen auch Individuen, die sich zu paaren versuchten, woraus zu ersehen war, dass die Frühjahrsgeneration noch lebte. Eine Bestimmung der Anzahl der geflügelten und flügellosen Individuen war unmöglich durchzuführen. Die wenigen, die ich beobachten konnte, waren flügellos.

DER EINFLUSS DES KLIMAS AUF DIE VERSCHIEDENEN FORMEN.

Im vorigen Kapitel wurde erwähnt, dass das Frühjahr 1927, wenigstens im mittleren Schweden, für *Gerris asper* und vor allem für *forma macroptera* ungünstig war. Wir werden jetzt die Witterungsverhältnisse dieses Jahres mit denen der 4 vorhergehenden Jahre, wo *forma macroptera* häufig war, vergleichen. Zu diesem Zweck nehmen wir Stockholm als Exponent und ausserdem, zum Vergleich, einen nördlichen Platz, Piteå, wo einige Beobachtungen über *Gerris asper* gemacht wurden.

Betrachten wir zuerst die Temperatur. In Fig. 7 sehen wir fünf

Kurven, die verschiedene Temperaturen während der Zeit $^{15}/_{3}$—$^{30}/_{6}$ zeigen. Vergleichen wir zuerst die beiden schmalen, gleichmässig verlaufenden Kurven. Sie zeigen die Durchschnittstemperatur des Tages und der Nacht für Stockholm und Piteå, d. h. ihre Normaltemperaturen. Wie ersichtlich, zeigt ihr Verlauf, dass die Temperatur von Piteå, wie man erwarten kann, die ganze Zeit unter der von Stockholm verläuft, besonders im frühesten Frühjahr. Ende Juli ist der Unterschied jedoch minimal. Betrachten wir jetzt die gestrichelte Kurve,

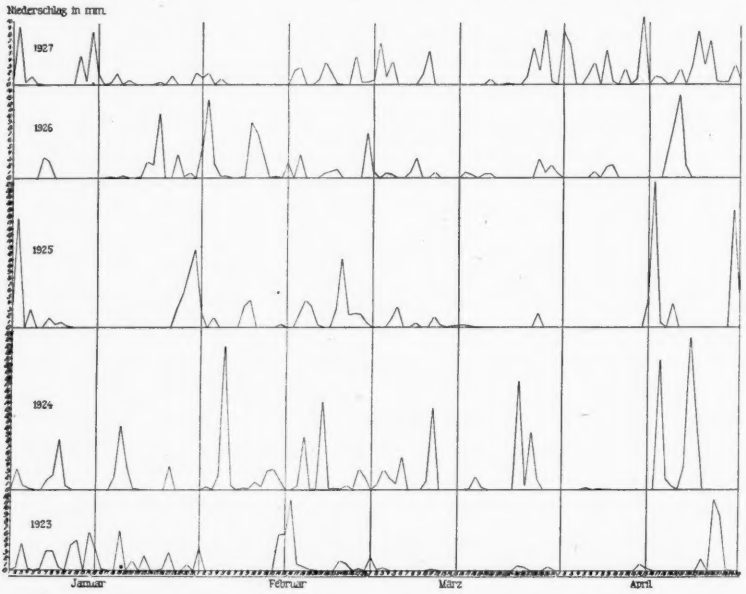


Fig. 8. Kurvæn der Niederschläge für Stockholm während der Monate Januar—April der Jahre 1923—1927.

die die Durchschnittstemperatur des Tages und der Nacht für Stockholm im Jahre 1927 angibt, so zeigt diese — im Verhalten zur Kurve der Normaltemperatur für Stockholm — einen sehr niedrig liegenden Verlauf, besonders während des späteren Teils des April, Mai und Juni, in welcher Zeit sie sich in der Nähe der Kurve für die Normaltemperatur von Piteå hält.

Wie wir sehen, war also die normale Temperatur während des Frühjahres 1927 in Stockholm ungefähr gleich der für Piteå. Noch deutlicher wird diese Erscheinung, nämlich dass die Temperatur in

Stockholm in diesem Frühjahr nicht unter der normalen Temperaturen für Piteå lag, wenn wir z. B. die Maximumtemperatur (die Durchschnittstemperatur des Tages und der Nacht für einzelne Jahre ist für Piteå nicht erhältlich) für Stockholm 1927, die für die *ma*-Formen ungünstig war, mit der gleichen Temperatur für Piteå im Frühjahr 1926, wo *ma*-Formen reichlich vorkamen, vergleichen. Wir sehen aus den Kurven (die schmale Kurvenlinie bezeichnet Stockholm und die dicke Piteå), dass die Temperaturen keinen grösseren Unter-

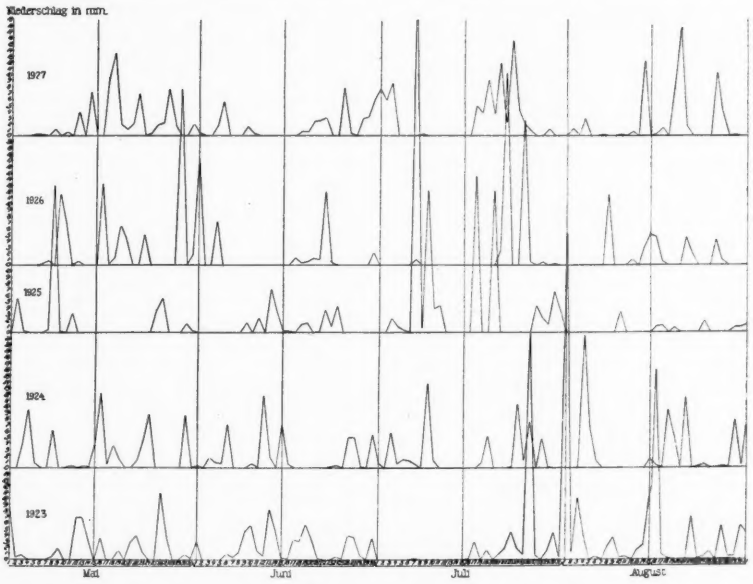


Fig. 9. Kurven der Niederschläge für Stockholm während der Monate Mai—August der Jahre 1923—1927.

schied zeigen. Aus den Durchschnittszahlen der Monate geht hervor, dass die Maximumtemperatur Stockholms eher etwas höher als die für Piteå war. Also kann die Temperatur für das Verschwinden der *forma macroptera* nicht bestimmend sein, obwohl sie gewisse Bedeutung haben muss. (Wie wir später sehen werden, hat der frühere, also der kältere Teil des Frühjahres den grössten Einfluss.) Die Überwinterungsplätze werden sicher unter Berücksichtigung des Klimas der Stelle gewählt; eine für die Gegend ungewöhnlich niedrige Frühjahrstemperatur muss ungünstig wirken. Dass die niedrige Wintertempe-

ratur dagegen keine grössere Bedeutung haben konnte, geht daraus hervor, dass in Piteå der Winter 1925—26 trotz der dort immer niedrigen Wintertemperatur (bis zu — 30° à — 40° C.) keine verhäng-

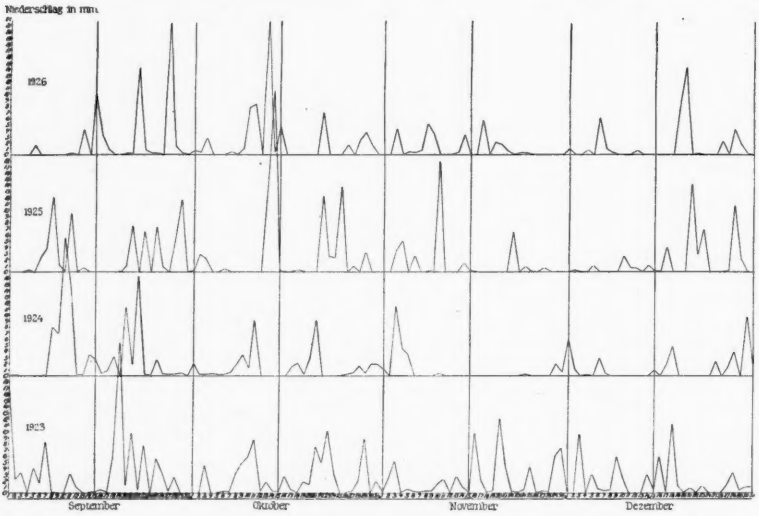


Fig. 10. Kurven der Niederschläge für Stockholm während der Monate September —Dezember der Jahre 1923—1926.

nisvolle Rolle für die langflügelige Form spielte, während in Stockholm beides der Herbst 1926 und der Winter 1926—27 ungewöhnlich mild waren, und dass beide trotzdem keinen günstigen Einfluss ausübten.

Betrachten wir dagegen die Kurven der Niederschläge (Fig. 8—10)

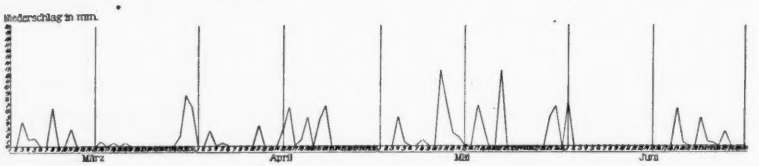


Fig. 11. Kurve der Niederschläge für Piteå während der Monate März—Juni des Jahres 1926.

für die letzten fünf Jahre, so bekommen wir einen besseren Erklärungsgrund. Im Frühjahr 1924 traten, wie früher erwähnt wurde, in der Gegend von Uppsala reichlich *forma macroptera* auf. Unter-

suchen wir die Kurven der Niederschläge für Stockholm (wo die Niederschlagsverhältnisse ungefähr die gleichen sind) im Sommer und Herbst 1923, so finden wir sie reichlich, besonders in bezug auf die Anzahl der Regentage, die grösste Anzahl während der letzten Jahre. Während des ersten Teils des Frühjahres 1924 kamen ziemlich wenig Niederschläge vor, im späteren Teil dagegen waren die Niederschläge reichlich. Das Frühjahr 1924 ergab *forma macroptera* in grosser Anzahl, woraus zu schliessen ist, dass reiche Niederschläge während des Vorsommers, Sommers und Herbstes keine Bedeutung haben. Betrachten wir die Diagramme für die Jahre 1925—26, so finden wir, dass Frühjahr und Vorsommer 1925 niederschlagsarm und 1926 normal waren, besonders der erste Teil des Frühjahres beider Jahre war trocken. Betrachten wir dagegen das Frühjahr 1927, so sehen wir einen frappanten Unterschied. Das ganze Frühjahr war niederschlagsreich und wie aus der Kurve ersichtlich ist, kamen (im Gegensatz zum Jahre 1924) keine grossen Mengen der Tag- und Nacht-Niederschläge vor, dafür aber waren beinahe alle Tage regnerisch. Die Niederschläge im Winter der letzten vier Jahre zeigten keine bemerkenswerten Unterschiede und spielen deshalb wahrscheinlich keine grössere Rolle. Betrachten wir die Kurve der Niederschläge in Piteå für das Frühjahr 1926 (Fig. 11), so finden wir, dass wenig Niederschläge vorkamen, was mit dem Auftreten vieler Macropteren übereinstimmt.

Auf Grund dieser Resultate kann konstatiert werden, dass die *forma macroptera* gegen die ungünstigen Niederschlags- und Temperaturverhältnisse im Frühjahr (grosse Niederschläge ohne trockene Zwischenzeiten mit niedriger Temperatur) weniger resistent ist als die *forma aptera*. Hinsichtlich der *forma microptera* konnte man annehmen, dass diese sich als *forma macroptera* verhält, wenigstens war sie im Frühjahr 1927 in der Gegend von Stockholm nicht anzutreffen.

ALLGEMEINER TEIL.

In der Literatur gibt es mehrere interessante Angaben über die Verkümmerungen oder das Verschwinden der Flügel bei anderen Insekten. Der Verfasser, der sich zuerst mit den verschiedenen Flügelformen beschäftigte, war J. SAHLBERG (1868 und 1871). Er konstatierte, dass die kurzflügeligen und flügellosen Formen gegen Norden zunehmen. Er lenkte die Aufmerksamkeit auf einige interessante Erscheinungen bei den Cicaden: Diejenigen, die in Bäumen leben, sind niemals dimorph; diejenigen, die unter Gras und Kräutern leben, sind

dagegen oft dimorph, und unter den in Sumpfgegenden lebenden (unter *Phragmites* und anderen Wassergräsern) haben gewöhnlich die Männchen entwickelte Flügel während die Weibchen kurzflügelig oder flügellos sind. Ausserdem zeigt er, wie die Prozentzahl kurzflügeliger oder flügelloser Formen nach der Latitude sich verändert. In Torneå Lappmark sind 35 %, in der russischen Karelen 25 %, in Schonen 20 % und im nördlichen Afrika 1 % sämtlicher Formen dimorph. Er stellt folgende Betrachtungen über seine Beobachtungen an: »Wenn eine Art sich in der Richtung einer Gegend ausbreitet, wo die Temperatur niedriger als die des ursprünglichen Heimlandes ist, geschieht es auf solche Weise, dass ein Teil der Individuen während des Kampfes ums Dasein seine Flugorgane nicht zu entwickeln vermag, wenn diese für den Zweck des Tieres, sich als Individuum zu erhalten und sein Geschlecht fortzupflanzen, unnötig sind».

PENEAU (1905) ist der Forscher, der biologische Unterschiede für die Flügelformen bei *Hemiptera-Heteroptera* zu finden suchte. Er hat eine Tabelle über eine grosse Anzahl von Arten der verschiedenen Familien aufgestellt und dabei unter anderem zu erforschern versucht, ob in der Zeit des Auftretens bei den verschiedenen Flügelformen ein Unterschied vorhanden ist. Seine Untersuchung ist leider sehr mangelhaft. Er hat die Jahresperioden allzu gross gewählt, nämlich den Sommer von Mai bis September, den Winter von Oktober bis Februar und daher das Frühjahr von März bis April. Ausserdem hat er nur die Funde der einen oder der anderen Form notiert, und nicht die Anzahl, in der sie auftreten. Infolge dieses Mangels hat er natürlich in den meisten Fällen keine Unterschiede in der Zeit des Auftretens feststellen können. Eine kurzflügelige Form z. B. kann natürlich auch in einer kleinen Menge von Exemplaren während derselben Zeitperiode wie die Langflügeligen vorkommen. Fasst man dazu mehrere Monate in einer Periode zusammen, wird natürlich die Schwierigkeit noch grösser. So hat er z. B. bei keiner Art der Gerriden einen Unterschied beobachten können. Bei einer geringen Anzahl von Arten, besonders der Familie *Lygæidæ*, geht jedoch aus der Tabelle hervor, dass die *forma brachyptera* früher als die *forma macroptera* auftritt. Bei einigen anderen Arten derselben Familie, wo die *forma brachyptera* wie auch andere Arten viel weiter nach Norden als *forma macroptera* geht, hat er gefunden, dass die langflügelige Form früher als die kurzflügelige erscheint, was kaum richtig sein kann. Von z. B. *Pterotmetus staphylionides* BUR. schreibt er: »*ma* avril, juillet, *br* juillet». Diese Art geht nach SAHLBERG als langflügelig bis Småland, als kurzflügelig

dagegen bis Uppsala, so dass die Angabe von PENEAU betreffs dieser und eines Teils anderer Arten Bestätigung erfordert. Ausserdem gibt es leider keine weiteren Berichte.

DEWITZ (1902, 1912 und 1920) kommt nach Experimenten mit Kälte und Blausäure an Larven von *Diptera, Hymenoptera* und *Lepidoptera* zu dem Resultat, dass eine Einschränkung der Oxydationsvorgänge im Organismus Apterismus zur Folge haben kann. Davon sollte z. B. die Atrophie der Flügel bei den Höhlentieren abhängen, und dieser Atrophie folgt eine der Augen und des Pigments. Er hat durch seine Experimente (Kälte und Blausäure) Verkrüppelungen der Flügel verursacht und gezeigt, dass die Blausäure die Flügelscheiden der Larven verkürzt.

Eine ganze Reihe von Verfassern unter anderen MORGAN und TICE (1914), GUYÉNOT (1917) und ROBERTS (1918) zeigen, dass die Temperatur bei *Drosophila* einen grossen Einfluss auf die Ausbildung der Flügel hat. ROBERTS kommt zu folgendem Resultat: »1) Selection failed to modify the size of vestigal wing in *Drosophila.* — 2) The size and form of the vestigal wing were affected by crossing to long-winged flies. — 3) The males showed greater effects 'from crossing in' then did the females. — 4) The size and form of the vestigal wing were affected by high temperature. — 5) The males were more easily affected by high temperature than the females».

An Blattläusen sind einige Untersuchungen in bezug auf ihrer Flügelverhältnisse ausgeführt worden. GREGORY (1917) bekommt als Resultat betreffs *Microsiphus destructor:* »In conclusion it seems most probable that the lessening of the food supply is the primary factor in determining the development of wings in the offspring of wingless mothers. The wing anlage appears to be present in all the parthenogenetic females and depends directly upon the condition of the food supply of the mother for its stimulation or suppression of development».

Mehrere Verfasser, CLARK (1901), NEILS (1912), SHINJI (1918) und HAVILAND (1921) suchen zu zeigen, dass bei den Blattläusen die Flügellänge durch die Beschaffenheit der Nahrung (durch Zusatz zur Nahrung von verschiedenen Salzen, Alkohol, Alaun usw.) beeinflusst werden kann. HAVILAND sagt jedoch hinsichtlich dieser Versuche: »Thus the factors controlling the production of winged forms in the Aphidini, cannot be considered as determined as yet, and may even prove to be in part cyclical».

Auch THOMPSON (1923) ist nach Untersuchung der Ichneumonide

Pezomachus sericeus FÖRST. der Ansicht, dass Veränderungen in der Nahrung die Ursache verschiedener Flügellängen sind.

Einige Verfasser, z. B. DE BERGEVIN (1909), sagen, dass das Verschwinden der Flügel nur durch den Lamarckismus erklärt werden kann und nicht durch die Annahme der Auffassung WEISMANNS oder der des Neo-Darwinismus. Indessen zeigen, wie auch POISSON hervorhebt, die Untersuchungen von CUÉNOT und MERCIER über *Drosophila* (1923), dass »l'atrophie des ailes n'est pas parallèle à celle des muscles chez ces Diptères, et que c'est un phénomène posterieure dans le temps». GUYÉNOT (1917) hat 200 Generationen von *Drosophila* in Gefangenschaft gehalten, in der das Fliegen verhindert wurde, ohne dass einen Einfluss auf die Flügel beobachtet werden konnte.

BRUES (1908), METZ (1914) u. a. haben dagegen gezeigt, dass die Flugorgane plötzlich, d. h. durch Mutationen, verändert werden.

Interessant ist die von WEBSTER und REEVES (1909) publizierte Arbeit über einen Hautflügler *Isosoma grande*. Sie haben an dieser Art einige Beobachtungen über den Flügeldimorphismus gemacht: »This *Isosoma* passes the winter in the larvæ or pupal stage and reaches maturity early April. It gnarves its eggs in the heart of the young plants of winter or volunteer wheat, which must be near the place of emergence, since this early generation is *largely wingless*». Später sagt er: ». . . middle of June. At about the same time the adults of the second generation begin to emerge from these plants and deposit eggs upon the wheat. These insects, as were those of the first generation, are nearly all females, and they also reproduce without the assistance of males, but, they differ from the earlier form in being larger and *possessing wings* which enable them to attack fields at a distance from their origin».

Diese letzteren greifen den eben erschienenen Sommerweizen an: dies im Gegensatz zu der vorigen flügellosen Generation, die den Winterweizen angreift. Die Verfasser erklären das so, dass das Auftreten von Flügeln bei dieser letzteren Generation davon abhängt, dass die frühere Generation, als sie Eier bildete, aus denen die folgende Generation sich entwickeln sollte, im Frühjahr reichlicher Nahrung hatte, da der Halm zu dieser Zeit weich und saftig ist. Später während des Sommers, wo der Halm trockner ist, werden die Eier zur überwinternden, flügellosen Generation gelegt, wobei die Flügellosigkeit der überwinternden Generation infolge mangelhafter Nahrung entsteht.

LICHTENSTEIN und PICARD (1917) haben einen Hautflügler *Sycoster Lavagnei* untersucht und kommen zu folgendem Schlussatz:

»On pourrait donc admettre qu'une nutrition insuffisante en réduisant la taille de l'adulte agit aussi sa entravant le developpement des disques alaires».

Endlich muss TEYROVSKY (nach POISSON) erwähnt werden, der der Ansicht ist, dass die Verkürzung der Flügel von Neotenie abhängig ist, die in den nördlichen Regionen vom kalten Klima verursacht sei. Diese Ansicht, die der von SAHLBERG (1868, 1871) ähnlich ist, ist indessen unhaltbar, denn, wie POISSON (1924) richtig bemerkt: »Mais cet auteur n'explique pas pourquoi beaucoup d'éspèces de Gerrides des régions chaudes, présentent également du brachytérisme ou de l'aptérisme». Dieselbe Bemerkung gilt natürlich auch auf die von SAHLBERG oben angeführte Auffassung.

Der Forscher, der jedoch den Flügelpolymorphismus am eingehendsten studiert hat, und besonders bei den Hemipteren, ist POISSON, der in einer Reihe von Arbeiten (1921—24) seine Beobachtungen an den Gruppen *Amphibicorisa, Hydrocorisa* und *Sandaliorrhyncha*, aber nichts über *Gerris asper*, veröffentlicht hat. In einer der letzten Arbeiten (1924) hat er seine Resultate zusammengefasst. In bezug auf den Flügelpolymorphismus kommt er in Kürze zu folgenden Schlussätzen:

Der Polymorphismus bei den Hemipteren ist bei den verschiedenen Arten variabel. Er ist bei *Gerris lacustris* mit sechs verschiedenen Flügeltypen am ausgeprägtesten, während bei anderen Arten der Polymorphismus nicht überall vorhanden war (z. B. *Plea minutissima*).

Die Flügmuskel differenzieren sich in dem dritten Larvenstadium aus, aber »la phase d'histogénèse active n'a lieu qu'au 5e stade».

Zwischen dem Verschwinden der Flügmuskel und dem Verschwinden der Flügel besteht kein Parallelismus.

»L'état de developpement des ailes constituant le polymorphisme alaire, est un caractère héréditaire chez les hémiptères aquatiques, mais à des degrés divers. Le type aptère parait »pur» chez *H. najas, V. currens, M. furcata* et *M. pygmea.* Enfin, chez *L. lacustris* il existe des formes brachyptères hétérozygotes $\frac{Br}{Ma}$; mais il existe aussi de »faux brachyptères» se comportant, en elevage genetiquement comme des *Ma*».

Die Nahrung oder die Temperatur scheint bei den untersuchten Arten keine Einwirkung auf die Länge der Flügel zu haben.

»L'atrophie des muscles du vol relève vraisemblablement des mêmes causes déterminantes que celles du polymorphisme alaire».

»Chez les espèces polymorphes, les formes à ailes réduites ou nulles sont fréquemment en etat d'amixie partielle, et parfois totale (*H. stagnorum*), avec le type macroptère. Ces formes peuvent donc être considérées, jusqu'à un certain point, comme des espèces naissantes».

»Alors que chez les espèces d'Hemiptères aquatiques non polymorphes (type *Plea*), l'évolution des cellules sexuelles mâles se présente avec une régularité parfaite, il ne semble pas en être de même chez les espèces polymorphes. C'est ainsi que chez *L. lacustris* et *N. maculatus,* l'on observe des variations tantôt dans le nombre des chromosomes germinaux, tantôt dans la comportement de l'hétérochromosome, tantôt dans la repartition des éléments idiosomiques et de l'appareil de Golgi.»

Wie aus den Angaben verschiedener Verfassern hervorgeht, kommt der Flügelpolymorphismus in verschiedenen Insektengruppen vor. Wir müssen jedoch streng zwischen den künstlich hervorgerufenen Veränderungen der Flügel (DEWITZ usw.) und den, die mit aller Sicherheit reine Mutationen sind, unterscheiden (BRUES, POISSON u. a.). Gleichwie POISSON habe ich bei dem Aufziehen der Larven bei dieser Art keine Veränderungen durch verschiedene Temperatur oder variierende Mengen von Nahrung erhalten.

Sehen wir von den als Modifikationen (verschiedene Nahrungsverhältnisse usw.) erklärten Veränderungen der Flügel ab, z. B. DEWITZ, HAVILAND, LICHTENSTEIN und PICARD u. a., so finden wir bei den Insekten eine ganze Reihe von biologischen Erscheinungen, durch die kurzflügeligen Formen von den Langflügeligen getrennt werden.

1) Verschiedene Fundorte. Laut DE PEYRIMHOFF (POISSON 1924, p. 206) lebt ein Käfer, *Thyanus candidula*, an der atlantischen Küste in Marocko in zwei Formen: eine macroptere und ein aptere die sich an verschiedenen Pflanzen aufhalten.

2) Amixie, laut POISSON. Die kurzflügelige *Hydrometra stagnorum* gibt bei Paarung mit der langflügeligen Form keine Nachkommen. Partielle Amixie kommt bei *Gerris lacustris* vor, indem Paarung zwischen Individuen derselben Form gewöhnlicher ist als zwischen Individuen der verschiedenen Formen.

3) Ungleichzeitigkeit des Auftretens. *Isosoma grande* nach WEBSTER und REEVE sowie *Gerris asper* nach der Beobachtung des Verfassers.

4) Verschiedene Resistenz gegen Veränderungen des Klimas. *Gerris asper* nach Beobachtung des Verfassers.

POISSON nennt die Arten, wo Amixie auftritt »espèces naissantes», indem er dadurch seine Ansicht hervorhebt, dass bei diesen die verschiedenen Flügelformen sich zu verschiedenen Arten ausbilden. Man kann sich aber auch vorstellen, dass die verschiedenen Flügelformen schon bei der Art von Anfang an vorhanden waren. Demzufolge können die polymorphen Arten schon von Anfang an sehr veränderlich gewesen sein, obschon natürlich innerhalb gewisser, bestimmter Grenzen.

Anderseits müssen jedoch die Formen mit den unvollständigen oder fehlenden Flügeln von den langflügeligen Formen abstammen.

Was die Ungleichzeitigkeit des Auftretens betrifft, muss man genau zwischen Saisondimorphismus und dem was deutlich verschiedene Formcharaktere innerhalb derselben Generation sind, unterscheiden. Der Hautflügler *Isosoma* hat deutlich ausgebildeten Saisondimorphismus. Die überwinternde Generation ist zum grössten Teil apter, während die Sommergeneration zum grössten Teil macropter ist.

Bei *Gerris asper* ist das Verhalten deutlich ein ganz anderes. Hier gibt es keinen Saisondimorphismus, sondern die verschiedenen Formen gehören derselben Generation an. Die *forma aptera* wird früh im Frühjahr zum Ursprung für die nächste Generation *aptera*, die schon wieder im nächsten Frühjahr die am frühesten auftretende ist, und hat darum Möglichkeit ihre Eigenschaften rein zu halten. Später im Frühjahr und Vorsommer ist indessen die Zeit für das Auftreten der beiden Formen transgrediierend, und hier werden natürlich die meisten Individuen, was die Flügelbeschaffenheit der Nachkommen betrifft, infolge der für die *ma*-Formen günstigen Spaltungsverhältnisse, langflügelig. Dieses natürlich unter der Voraussetzung, dass das Klima auch für die langflügelige Form günstig ist.

In anderer Weise gestaltet sich das Verhalten während eines für *forma macroptera* ungünstigen Jahres wie z. B. aus den Resultaten vom Frühjahr 1927 ersichtlich ist. Hierbei kommt *forma aptera* beinahe allein während des Frühjahres und Vorsommers vor. Wenn die neue Generation aber im Laufe des Sommers aufzutreten beginnt, fangen die *macroptera* wieder an an Anzahl zuzunehmen und werden zu Ende des Sommers häufiger als die *forma aptera*. Das ist zweifellos von den gerade erwähnten Spaltungsverhältnissen abhängig. Ist das nächste Jahr günstig, so werden diese in der nächsten Generation die Apteren an Anzahl überwiegen und das normale Gleichgewicht wird in kurzer Zeit wiederhergestellt.

Hier ist es am Platze die in der Literatur oft erwähnte Erscheinung

weiter zu diskutieren, dass nämlich die kurzflügeligen oder flügellosen Formen im Vergleich mit den Langflügeligen gegen Norden an Anzahl zunehmen. ZETTERSTEDT (1840) sagt über das Vorkommen von *Gerris asper* in Lappland (welche Form er *Gerris lacustris var. c.* nennt): »Hemelytra et alæ nulla». REUTER (1882) teilt mit: »Finland: Das ganze Gebiet bis Lappmarken, wo die Form am meisten flügellos ist». SAHLBERG (1920) führt auch von Finland an: »In den Lappmarken kommt diese meist flügellos vor». Auch LUNDBLAD (1923) hat die Form in Lappland zum grössten Teil flügellos gefunden. Von Härjedalen teilt er mit, dass er die Art im Hochgebirge innerhalb der Birkenregion im Sommer 1915 gefunden hat, wobei die Männchen meist geflügelt waren, die Weibchen dagegen flügellos.

Anderseits hat POISSON (1925) kurzflügelige und flügellose Individuen der Art in Frankreich gefunden. Er sagt: »J'ai capturé aux environs de Caen, des individus microptères et aptères».

Dass das kältere Klima nordwärts eine gewisse Rolle spielt, ist zweifellos, wobei die abgehärtete *forma aptera* grössere Möglichkeit hat auszuhalten. Doch sahen wir im Vorhergehenden, dass im nördlich gelegenen Piteå nach dem warmen Sommer des vorigen Jahres (1925) und dem günstigen Frühjahr von 1926 die langflügelige Form im letztgenannten Jahre in grosser Menge vorkam. Hier sei eine interessante Angabe von SAHLBERG (1920) über einen Lygæides, *Stygnocoris rusticus* FALL. zitiert. Er sagt über diese Art: »*Forma macroptera* kommt ziemlich selten vor, aber ist doch in südlichen Teilen des Landes während gewisser (warmer und dürrer) Sommer weniger spärlich angetroffen und ist auch so nördlich wie Kuopio gefunden worden». Das zeigt ja eine gute Übereinstimmung mit *Gerris asper*, wenn man in den Sommer (was SAHLBERG mit Sicherheit auch machte) das Frühjahr und den Nachsommer einbezieht. Es gibt nämlich noch eine Ursache, die das Vorkommen der langflügeligen Formen im Norden erschwert. Das sind die kurzen Sommer. Wie wir früher aus den Beobachtungen im Sarekgebiete in Lappland entnahmen, kommt die Paarung noch Ende Juli und Anfang August vor, was zeigt, dass das Frühlingserwachen sehr spät erfolgt. In der Gegend von Piteå fanden wir, dass der Frühling im Jahre 1926 erst nach dem 15. Mai erwachte. Hierbei besitzt natürlich die flügellose Form einen Vorteil, indem diese früher als die langflügelige Form, die später kommt, erscheint. Deshalb, besonders während ungünstiger Jahre und bei früh einbrechendem Herbst hat sie keine Möglichkeit alle ihre Nachkommen fertig auszubilden. Dabei ist natürlich eine Zu-

nahme der Anzahl der Apteren im Verhältnis zur Anzahl der Macropteren zu bemerken. Dagegen muss in Ländern mit günstigem Klima (südlich liegenden) die Anzahl der respektiven Formen von den Spaltungsverhältnissen bestimmt werden, d. h. *forma macroptera* dominiert an Zahl, wobei jedoch die *forma aptera* in grösserer Anzahl vorkommt als dies infolge der Ungleichzeitigkeit der Fall sein sollte. Wir erhalten in dieser Weise eine Erklärung, warum POISSON im Gegensatz zu TEYROVSKY, die Anmerkung macht, dass auch in den wärmeren Ländern »présentent également du brachyptérisme ou de l'aptérisme».

Ganz anders verhalten sich die Arten, bei denen nach Kreuzungen zwischen *forma aptera* oder *forma macroptera* unter den Nachkommen die *forma aptera* quantitativ die *macroptera*-Form überwiegt. POISSON zeigt, dass dies wahrscheinlich mit *Gerris najas* DE GEER der Fall ist. Bei vier verschiedenen Kreuzungen zwischen verschiedenen *aptera*-Eltern bekam er im ersten Falle 21 *a*, im zweiten 19 *a*, im dritten 23 *a* und im vierten 14 *a* und 1 *ma*. Hier kann man also erwarten, dass die *macroptera*-Form in der Natur selten vorkommt, was auch tatsächlich der Fall ist. SAHLBERG (1920) berichtet aus Finland: »Die Art kommt beinahe immer flügellos vor: *forma aptera*. Von *forma macroptera*, die äusserst selten ist, habe ich einige Weibchenexemplare bei Kirjavalahti in Ladoga Karelen (61°40′) im August 1872 gefunden». Selbst habe ich in Schweden nur kurzflügelige Individuen der Art festgestellt. POISSON (1924) sagt über das Vorkommen in Frankreich: »La forme normale est aptère, mais présente parfois des rudiments d'hémélytres écailleaux; il existe une forme macroptère très rare». Da indessen keine näheren Untersuchungen über die Art ausgeführt worden sind, hat dieses in diesem Zusammenhang nur insoweit Interesse, als es zeigt, dass die Vererbungsverhältnisse der Flügel diametral entgegengesetzt sein können (z. B. bei einem Vergleich mit *Gerris asper*).

Eine interessante Tatsache ist die unbedeutende Stellung, die die Zwischenformen betreffs der Länge der Flügel rein quantitativ einnehmen. Bei einigen Arten, z. B. *Velia currens*, sind sie niemals beobachtet worden. Bei *Gerris asper* sind sie auch sehr selten, und diese Seltenheit wird sicher durch die Spaltungsverhältnisse bedingt. Möglicherweise spielt hier die Letalität auch eine Rolle.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BERGEVIN, E. DE. 1909. Apropos du macroptérisme chez le *Prionotulus brevicornis* M. et R. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord. N:o 2.
2. BRUES, CH. T. 1908. Is mutation a factor in the production of vestigal wings among insects? Journal of N. York Ent. Soc., XVI, p. 45.
3. CLARKE, W. 1903. Wing development in plant lice. Journal of Techn. U. C. St. publ. Vol. I, no. 3.
4. CUÉNOT, L. und MERCIER, L. 1923. Les muscles du vol chez les mutants alaires des Drosophiles (*D. melanogaster* MEIZ.). C. R. Ac. Sc., no. 17.
5. DEWITZ, J. 1902—12. Der Apterismus bei Insekten. Zoolog. Anzeiger, t. XXV, p. 166, 1902. — Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1902. — Compte Rend. Ac. Sc., t. 154, p. 386, 1912.
6. — 1920. Über die Entstehung der Rudimentärorgane bei den Tieren. Die Beeinflussung der Flügelbildung bei Insekten durch Kälte und Blausäuergas. Zool. Jahrb., Abt. f. Allg. Zool. und Physiologie. XXXVII, p. 305.
7. EKBLOM, T. 1926. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera-Heteroptera. Zoologiska Bidrag, Uppsala.
8. GREGORY, L. 1917. The effect of starvation on the wing development of *Microsiphum destructor*. Biological Bulletin, t. 33.
9. GUYÉNOT, E. 1917. Recherches expérimentales sur la vie aseptique et sa développement d'un organisme (*Drosophila ampelophila*) au fonction du milieu. Bull. Biol. Fr. et Belg. T. 51. Paris.
10. HAVILAND, M. 1921. The experimental production of winged forms in an Aphid, *Myzus ribis* L. The Annals of applied Biology, t. VIII, p. 89. London.
11. KARNY, H. 1912. Über die Reduktion des Flugorganes bei den Orthopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Allg. Zool. und Phys. B. 33.
12. LICHTENSTEIN, J. et PICARD, F. 1917. Étude morphologique et biologique du *Sycoster Lavagnei* P. et L. Bull. Biol. de la Fr. et Belg.
13. LUNDBLAD, O. 1923. Anteckningar om våra vattenhemipterer. III. Entomologisk Tidskrift.
14. MERCIER, L. 1919. A propos d'un exemplaire macroptere de *Velia*. C. R. Soc. Biolog. XCII, p. 524.
15. — 1921. *Apterina pedestris* MEIZ. Les muscles du vol chez certains Diptères à ailes rudimentaires ou nulles. C. R. Ac. Sc. t. 172, p. 716.
16. — 1922. Contribution à l'étude de la régression d'un organe: les muscles vibrateur du vol d'*Apterina pedestris* MEIZ. pendant la nymphose. C. R. Ac. Sc., t. 174, p. 637.
17. METZ, CH. 1914. An apterous *Drosophila* and its genetic behaviour. Am. Nat., t. 48.
18. MORGAN, TH. and TICE, S. 1914. The influence of the environment on the size of expected classes. Biol. Bull. T. 26.
19. NEHLS, J. 1912. Wing production in aphids. Entomol. News XXIII.
20. PÉNEAU, J. 1905. Premières notes sur le polymorphisme des Hémiptères dans l'ouest de la France. C. A. F. A. Sc. 34e Sess., p. 562.
21. PEYERIMHOFF, P. DE. 1901. Le mécanisme de l'éclosion chez le Psoques. Ann. Soc. Ent. Fr., t. LXX.

22. POISSON, R. 1921 a. *Gerris* (H. Heteropt.) du Calvados. Polymorphisme chez *Gerris lacustris* L. et perte de la faculté du vol chez cette espèce. C. R. Ass. franç. Avant. Sci. Paris.
23. — 1921 b. Spermatogénèse et chromosome exceptionnel chez *Notonecta maculata* FABR. C. R. Ac. Sc. t. 172, p. 873.
24. — 1921 c. Brachyptérisme et aptérisme dans le genre *Gerris*. C. R. Ac. Sc. t. 173, p. 947.
25. — 1921 d. Recherche sur le déterminisme de la perte de la faculté du vol chez les Hémiptères aquatiques. C. R. Ac. Sc. t. 172, p. 1322.
26. — 1922 a. Spermatogénèse chez *Plea minutissima* L. C. R. Soc. Biol., p. 1354.
27. — 1922 b. Sur l'appareil d'accrochage des ailes chez les Hémiptères aquatiques. Bull. de la Soc. entomologique de France, p. 171, 269 et 299.
28. — 1922 c. L'histogénèse des muscles du vol chez la *Ranatra*, la Nèpe et les Naucorises. C. R. Ac. Sc., t. 174, p. 770. Paris.
29. — 1923. Accouplement, ponte et éclosion chez les Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. Fr. et Belgique, t. LVII, p. 89.
30. — 1924. Étude sur les Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. Fr. et Belgique, t. LVIII.
31. — 1925. Sur la répartition geographique de deux Hémiptères. Bull. Soc. Ent. de la France. Paris.
32. — 1926. L'*Anisops producta* FIEB. Archives de Zool. exp. et gen., t. 65, p. 181 à 208.
33. — 1927. Recherches sur quelques processes spermatogenétiques observés dans les éléments sexuels jeunes de *Notonecta maculata*. Archives de Zool. expérimentale et générale, t. 66, p. 23—70, pl. IV.
34. PUSCHNIG, R. 1914. Bemerkungen zur Arbeit H. KARNYS: Über die Reduktion des Flugorganes bei den Orthopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. und Phys. Bd. 34.
35. REUTER, O. 1882. Finlands och den Skandinaviska halvöns Hemiptera-Heteroptera. Stockholm.
36. ROBERTS, E. 1918. Fluctuations in a recessive Mendelian character and selection. Journal Exp. Zool., t. 27, p. 157.
37. SAHLBERG, J. 1868. Bidrag till kännedom om Finlands dimorpha insektarter. Notiser ur Sällskapet pro Fauna et Flora Fennicæ förhandlingar. IX.
38. — 1871. Översikt av Finlands och den Skandinaviska halvöns Cicadariæ. Helsingfors.
39. — 1920. Enumeratio Hemipterorum Heteropterorum Faunæ Fennicæ. Helsingfors.
40. SHINJI, G. 1918. A contribution to the physiology of wing development in aphids. Biol. Bulletin, Vol. 35.
41. THOMPSON, W. R. 1923. Observations sur quelques »espèces biologiques» dans le groupe des Tachinaires. Bull. Soc. Zool. de France, t. XLVIII, p. 165. Paris.
42. WEBSTER, F. and REEVES, E. 1909. The wheat straw-worm (*Isosoma grande* RILEY.) U. S. Dep. of Agric. Bur. of Entom. Circ. n:o 106.
43. WEFELSCHEID, H. 1912. Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* LEACH. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. B. XXXII, p. 389.
44. ZETTERSTEDT, J. 1840. Insecta Lapponica. Lipsiæe.

LIBRARY
86
APR 17 1928

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON

BAND X HÄFT. 3

LUND 1928, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages, each issued in three numbers.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Fifteen (15) Swedish crowns.

ROBERT LARSSON,
Editor »Hereditas».
Adelgatan 3, LUND, SWEDEN.

REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*
PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*
PROFESSOR, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*
AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 3, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommateringen! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter årtalet små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställes i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Överhuvudtaget så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska och franska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris. *Anteckning om eventuella extraseparat göres å första korrekturet.*

INNEHÅLL.

Sid.

MÜNTZING, ARNE, Chromosome Number, Nuclear Volume and Pollen Grain Size in *Galeopsis* 241

THOMSEN, OLUF, Hereditary Growth Anomaly of the Thumb..... 261

WRIEDT, CHR., Ein neuer Vererbungsfaktor beim Pferd 274

HÅKANSSON, ARTUR, Die Chromosomen einiger Scirpoideen..... 277

JØRGENSEN, C. A., A Periclinal Tomato-Potato Chimæra 293

HAMMARLUND, C., Zweite Mitteilung über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen..... 303

TJEBBES, K., The Chromosome Numbers of Some Flowering Plants 328

EKBLOM, TORE, Vererbungsbiologische Studien über Hemiptera-Heteroptera. I. *Gerris asper* FIEB. 333

Utgivet den 25 februari 1928.